

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

LA SÉLECTION DES PROIES CHEZ UN CANARD DE MER MOLLUSCIVORE:
IMPLICATIONS POUR LES HABITATS NATURELS ET LES SITES
D'AQUACULTURE

THESE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
ÉLISABETH VARENNES

JANVIER 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

Trouver le courage de
réaliser ses rêves
(Elisabeth Varennes)

AVANT-PROPOS

Ce projet de recherche, et notamment le dernier chapitre de cette thèse sur le test des filets d'exclusion, a été initié grâce à un partenariat international entre plusieurs institutions de recherche. Ce partenariat a été mis en place grâce à une collaboration entre Sveinn A. Hanssen, chercheur au « Norwegian Institute for Nature Research » (NINA) ; John C. Bonardelli, conseiller technique de Shellfish Solutions Inc. en Norvège ; et Magella Guillemette, professeur-chercheur à l'UQAR. En plus du soutien financier du Conseil Norvégien de la Recherche pour ce projet, nos collègues norvégiens ont participé comme co-auteurs à chacun de mes chapitres, me permettant de les améliorer grâce à leur expertise variée et complémentaire. Je tiens donc à remercier mes co-auteurs, Sveinn et John, ainsi que mon directeur de thèse, Magella, pour leurs soutiens, idées et enseignements qui m'ont aidé à faire cette thèse. Je remercie aussi les membres de mon jury d'évaluation pour le temps consacré à lire et commenter cette thèse, et avoir ainsi permis l'amélioration de ce travail : Dan Esler (USGS – Alaska Science Center), William Vickery (UQAM) et Réjean Tremblay (UQAR – ISMER).

De plus, ce projet est un bel exemple de collaboration inter-institutionnelles car il n'aurait pas été possible sans l'implication indispensable de Pêches et Océans Canada, via l'Institut Maurice Lamontagne (IML) et le chercheur Chris Mc Kindsey. J'ai eu la chance d'avoir accès à des installations uniques en Amérique du Nord, ainsi qu'à une multitude de matériel et aide technique de la part de plusieurs employés de l'IML. Je souhaite donc remercier de nombreuses personnes de cette institution, notamment Chris et toute son équipe, François Tremblay, Bernard Chenard, Réal Gagnon, Tanya Hanssen, Marcel Fréchette et Linda Girard, Yvan Lambert, Richard Larocque, Denis Chabot, Hélène Dionne, Sylvie Brulotte et beaucoup d'autres. Je tiens aussi à souligner, qu'en plus de la qualité de recherche émanant de l'IML, les

personnes travaillant dans cette institution permettent d'en faire un cadre de travail très agréable où j'ai pu m'épanouir et apprendre beaucoup sur le milieu marin en général. Je garderais donc un souvenir très positif de mon passage par l'IML, que j'ai souvent qualifié de deuxième maison !

Je tiens aussi à remercier plusieurs personnes affiliées à l'UQAR et l'ISMER au moment des faits pour leur soutien technique notamment Réjean Tremblay, Samantha Richman, Yves Lemay, Jonathan Coudé, Alain Caron, Danie Massé, et plusieurs chercheurs, notamment ceux ayant fait partie de mes différents comités d'évaluation. J'adresse un grand merci aux étudiants que j'ai eu la chance de superviser et qui ont grandement aidé dans mes expériences : Frankie, Marie-Christine, Mireille et Hughes. Je vous souhaite un bel avenir dans le domaine professionnel de votre choix ! Je remercie aussi le regroupement Ressource Aquatique Québec pour les différentes bourses octroyées qui m'ont permis de poursuivre mon projet et de participer à plusieurs conférences pour présenter mes résultats. Ce regroupement, en plus de fournir de l'aide financière, offre aussi une belle voie au réseautage professionnel pour ses membres étudiants. Je remercie d'autres organismes qui ont participé au financement de certaines de mes conférences internationales, tels que la SFECA, Québec Océan, et les comités du Sea Duck Joint Venture 2011, de l'ISBE 2014 et de la NACE 2015. Enfin, je remercie Boreas pour ses bourses de soutien aux études et à la publication et l'UQAR pour ses bourses de mobilité. J'adresse aussi un grand merci aux différents aquaculteurs qui m'ont aidé au cours de ce projet, en me fournissant des moules ou en partageant leurs précieux conseils. Grâce à eux j'ai pu en apprendre beaucoup sur cette industrie de la mer responsable et durable. Je remercie particulièrement Stéphane Morissette (Les Moules Cascapédia ltée), Jacques Dufresne (Les Moules de Gaspé) et Carter Newell (Pemaquid Mussel Farms).

L'ordre des remerciements ne correspond pas forcément à l'importance de l'implication, car je souhaite maintenant remercier mes nombreux proches, famille et amis, qui m'ont tous aidé, à leur manière, à avancer dans cette aventure

professionnelle ! Tout d'abord, je remercie de tout mon cœur mon mari, Sébastien Brennan-Bergeron, qui a toujours été là pour m'accompagner et me soutenir, tel un phare dans la nuit. Je remercie aussi ma famille en France, qui a accepté et même encouragé mon départ si loin, et qui malgré la distance ont toujours été présents dans mon aventure. J'adresse un merci particulier et plein d'émotions à mon frère, Eric, mon père, Gilles et mon oncle, Dominique. Je remercie aussi ma « belle » famille, qui m'a permis d'avoir une famille ici aussi, et particulièrement mon beau-frère Mathieu, ma belle-mère Sharron et mon beau-père Denis, qui, je sais, sont aussi fières de moi que ma famille de sang ! Étant donné que je considère mes amis comme de la famille, je remercie plusieurs amis français qui, malgré l'éloignement, ont su me soutenir dans mes différentes aventures : Géraldine, Caroline B., Caroline V., Momo, Claire, Isabelle, Régis et Violaine, Sarah, Clarisse, Blandine, et plusieurs autres. Je remercie aussi mes « compagnons de galère », amis de Rimouski, dont la plupart savent ce que ça représente de faire un Doctorat, et qui ont donc été une compagnie de choix pour combattre certains moments de morosité : Anouck, Marion, Adriana, Nicolas, Cyril, Gaëlle, Magali, Kim, Corinne et Simon, Stéphane et Émilie, et mes amis de la voile dont particulièrement Michael et Becca Scarratt et leur voilier Noctiluca.

J'ai aussi une petite pensée pour mes oiseaux qui m'ont tenue occupée pendant plusieurs années et qui ont su me rappeler que, finalement, c'était eux qui décidaient quand ils voulaient travailler ou pas !

Je termine cet avant-propos par une pensée très émue à deux personnes qui ont été très importantes dans ma vie et qui m'ont grandement aidé à devenir la femme accomplie que je suis maintenant : ma maman, Odile, et ma tante, Claude. Vous me manquez beaucoup et vous garderez toujours une place importante dans mon cœur !

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xiii
RÉSUMÉ	xv
ABSTRACT.....	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
REPOSE FONCTIONNELLE	3
SELECTION DE PROIES	8
LA PREDATION SUR LES ORGANISMES BENTHIQUES	12
LA DEPREDATION DES CANARDS DE MER DANS LES AQUACULTURES	20
OBJECTIFS DE LA THESE.....	28
CHAPITRE I	
FUNCTIONAL RESPONSE CURVES OF AVIAN MOLLUSCIVORES:	
HIGH INTAKE RATES MAINTAINED EVEN AT LOW PREY DENSITY	32
1.1 INTRODUCTION.....	35
1.2 METHODS.....	37
1.3 RESULTS	41
1.4 DISCUSSION	43
CHAPITRE II	
A LARGE MOLLUSCIVORE BIRD (COMMON EIDER, <i>SOMATERIA</i>	
<i>MOLLISSIMA</i>) IS ABLE TO DISCRIMINATE QUALITY OF BLUE	
MUSSELS (<i>MYTILUS EDULIS</i>) BASED ON SIZE AND PROVENANCE.....	47

2.1	INTRODUCTION.....	50
2.2	METHODS.....	52
2.2.1	Experimental conditions	52
2.2.2	Mussel preparation.....	53
2.2.3	Size selection experiment with intertidal mussels	54
2.2.4	Provenance selection experiment.....	55
2.2.5	Experimental procedure	56
2.2.6	Data analysis of selection behaviours	57
2.2.7	Conversions into energy intake rates and flesh and shell mass ingested	58
2.3	RESULTS	60
2.3.1	Variation of flesh, shell and energy with mussel size and provenance	60
2.3.2	Size selection experiment with intertidal mussels	62
2.3.3	Provenance selection experiment: intertidal versus cultivated mussels	65
2.4	DISCUSSION	66
2.4.1	Size selection experiment with intertidal mussels	66
2.4.2	Provenance selection experiment: intertidal vs cultivated mussels	69
CHAPITRE III		
BLUE MUSSEL (<i>MYTILUS EDULIS</i>) QUALITY OF PREFERRED PREY IMPROVES DIGESTION IN A MOLLUSCIVORE BIRD (COMMON EIDER, <i>SOMATERIA MOLLISSIMA</i>).....		
3.1	INTRODUCTION.....	75
3.2	METHODS.....	78
3.2.1	Experimental conditions	78
3.2.2	Mussel preparation and measurements	79
3.2.3	Experimental procedure	80

3.2.4	Data analysis	82
3.3	RESULTS	84
3.3.1	Mussel characteristics	84
3.3.2	Digestion experiment	86
3.4	DISCUSSION	89

CHAPITRE IV

ON THE ENERGY RETURN OF DEPREDACTION: THE CASE OF SEA DUCKS FORAGING ON ARTIFICIAL AND WILD SHELLFISH

HABITATS.....	93
4.1 INTRODUCTION.....	97
4.2 METHODS.....	100
4.2.1 Studied species and captive conditions	100
4.2.2 Collector ropes	100
4.2.3 Experimental procedure	102
4.2.4 Predictive modelling	104
4.3 RESULTS	109
4.3.1 Foraging on collector ropes.....	109
4.3.2 Daily net energy yields for recreated habitats.....	113
4.3.3 Loss estimation in mussel farms using two methods.....	114
4.4 DISCUSSION	115
4.4.1 Damage caused by sea ducks	116
4.4.2 Prey abundance and size availability	117
4.4.3 Relative energy density of prey	118
4.4.4 Management implications	120

CHAPITRE V

SEA DUCK PREDATION IN MUSSEL FARMS: THE BEST NETS FOR EXCLUDING COMMON EIDERS SAFELY AND EFFICIENTLY	122
---	-----

5.1	INTRODUCTION.....	125
5.2	METHODS.....	129
5.3	RESULTS	135
5.3.1	Mesh size (3" to 12.5") and exclusion potential	135
5.3.2	Mesh size (3" to 6") and number of interactions	135
5.3.3	Net type effect on number of entanglements and dives	137
5.4	DISCUSSION	139
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	144
	LES AVANTAGES ET LES LIMITES DES ETUDES EN CAPTIVITE.....	144
	TAUX D'ACQUISITION DES PROIES ET EPUISEMENTS DES HABITATS	147
	SELECTION DES PROIES : IMPACT POUR LES TAUX D'ACQUISITION BRUTS	150
	SELECTION DE PROIES : IMPACTS POUR LA DIGESTION	155
	SELECTION DE PROIES ET SELECTION D'HABITATS	160
	VUE D'ENSEMBLE DE LA DEPREDATION PAR LES CANARDS DE MER	163
	LES METHODES D'EXCLUSION ET DE REDUCTION DE LA DEPREDATION	165
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	170

LISTE DES FIGURES

	Page
Figure 1 : Courbes de réponse fonctionnelle suivant l'équation de Michaelis Menten (d'après Lovvorn et al. 2003).	5
Figure 2 : Schéma illustrant les différentes phases d'un cycle alimentaire chez une femelle Eider à duvet s'alimentant à une profondeur de 3 m (Guillemette <i>et al.</i> 2004).	19
Figure 3 : Schémas des structures traditionnelles d'aquaculture de moules (filière en haut et radeau en bas). Les schémas ne sont pas à l'échelle.	23
Figure 4 : Intake rates according to prey densities when mussels are attached to the tile or non-attached.....	42
Figure 5 : Mean (\pm SD) intake rates, gross energy-intake rates and flesh and shell mass ingestion rates for the different size classes in the initial biomass and the initial density equal treatments	65
Figure 6 : Mean (\pm SD) intake rates and flesh and shell mass ingestion rates for the different mussel types, aquaculture and intertidal. ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$	66
Figure 7 : Relationship between mussel crushing resistance and mussel length for intertidal and cultivated mussels.	86
Figure 8 : Mean coefficients (\pm SD) of cumulated excretion (g dry mass) divided by the total quantity of mussels ingested (g wet mass), according to hours since feeding	88
Figure 9 : Mussel collector rope before (A) and after (B) a foraging session by one captive eider and pictures of a video sequence showing a female captive eider foraging on a mussel collector rope from the beginning (n°1) to the end of the experimental session (n°6).....	111
Figure 10 : Mean (\pm SD) initial mussel wet mass, total lost mass and mass of mussels ingested or accidentally taken down by foraging activity of eiders on collector ropes.....	112

Figure 11 : Mean predicted daily net energy yields (\pm 95% IC) of eiders foraging in different recreated habitats according to three scenarios of mussel energy density with $n = 200$ predicted values generated for each habitat in each scenario	114
Figure 12 : Experimental set-up. (A) Top view of experimental tank during habituation. (B) Top view of experimental tank during an experimental session. (C) Cross-sectional view with dimensions of the experimental tank during an experimental session	132
Figure 13 : Mean (\pm SD) number of the two types of interactions ('head-through' and 'other') and the total of interactions (sum of the 2 types) per 1 h session, according to mesh sizes.....	137

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Table 1 : Méthodes anti-prédatrices utilisées par des mytiliculteurs en Écosse contre les eiders à duvet et leur efficacité perçue (tableau adapté de Ross et Furness, 2000).....	27
Table 2 : Densities* presented to five captive Common eiders.....	39
Table 3 : Experimental mussel biomasses and densities per tile	55
Table 4 : Measured characteristics of Blue mussels (<i>Mytilus edulis</i>) at three size classes (10-20, 20-30, 30-40 mm) based on provenance (intertidal, aquaculture), as well as equation parameters and R^2 of mussel characteristics according to mussels length (mm).....	61
Table 5 : Mean (\pm SD) selectivity index D and 95% confidence intervals.....	62
Table 6 : Randomly predetermined meal treatments with three mussel types given in varying quantities to our seven captive eiders during a pre-trial and four consecutive trials.	82
Table 7 : Mean (\pm SD) tissue-to-shell ratios, energy contents and crushing resistance of different mussel types	85
Table 8 : Mean (\pm SD) transit time, apparent metabolizable energy coefficient (MEC*) and retention time at different total collection durations from feeding of seven captive Common eiders fed with different mussel types and for four trials pooled.....	87
Table 9 : Estimates and 95 % confidence intervals of “a” and “b” from non-linear Michaelis-Menten fit of the coefficients of cumulated excretion according to hours since feeding for five captive Common eiders fed with different mussel types with four trials combined.....	89
Table 10 : Parameters and their value (mean \pm SD) or range (min-max) used in the model to produce predicted daily net energy yields for captive eiders foraging on small mussels in different experimentally recreated cultivated and	

intertidal mussel habitats considering different scenarios of relative mussel energy densities.....	107
Table 11 : Tested nets and their characteristics	130
Table 12 : Recorded behaviors during video analysis	133
Table 13 : Mean (\pm SD) number of total dives and partial entanglements per experimental session for experimental nets	138
Table 14 : Suggestions aux mytiliculteurs pour aider à réduire leurs problèmes de prédation par les canards de mer	166

RÉSUMÉ

Une des stratégies d'alimentation permettant aux prédateurs d'atteindre l'équilibre énergétique est de s'alimenter de proies abondantes et facilement accessibles, mais souvent de mauvaise qualité. Des exemples de ces prédateurs se trouvent chez les herbivores et les molluscivores. J'ai effectué une série d'expériences en captivité afin de mesurer la profitabilité d'alimentation chez un prédateur molluscivore, l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), qui s'alimente d'une proie de pauvre qualité, la Moule bleue (*Mytilus edulis*).

La réponse fonctionnelle (RF) modélise la variation du taux d'acquisition des prédateurs en proies en fonction de la densité de celles-ci dans le milieu. La RF de type II est représentée par une asymptote qui prédit que les taux d'acquisition diminuent à de faibles densités car les proies sont plus difficiles à trouver. Cependant, pour des proies abondantes et accessibles comme les moules, les taux d'acquisition maximaux pourraient être atteints même à de faibles abondances. En effet, nous avons mesuré chez des eiders captifs des taux d'acquisition élevés de 45 proies.min⁻¹ maintenus même à de faibles densités de moules. Ces résultats peuvent expliquer l'épuisement important souvent observé dans les bancs de moules par les canards ainsi que les importants dommages qu'ils peuvent causer dans les mytilicultures.

La théorie de la quête alimentaire stipule que les prédateurs sélectionnent les proies de meilleure qualité afin d'améliorer la profitabilité de l'alimentation, définie par un rapport entre les bénéfices et les coûts en énergie et en temps associés à l'alimentation. Ainsi, les canards de mer pourraient sélectionner les moules de meilleures qualités parmi la population de qualité généralement médiocre, afin d'améliorer leurs processus d'ingestion et de digestion. Les expériences en captivité montrent que les eiders préfèrent généralement les petites moules et les moules d'aquaculture, et que la meilleure qualité de ces types de moules permette généralement d'améliorer leur taux d'acquisition brute en proie et en énergie des canards. De plus, les grandes moules d'aquaculture permettent aussi une digestion plus rapide comparée aux grandes moules intertidales, ce qui a des implications importantes chez ces prédateurs limités au niveau de la digestion.

Les moules de culture sont donc de meilleure qualité pour les eiders, expliquant leur attraction envers les sites d'aquaculture. Or l'attraction des oiseaux par les cultures faites pas l'homme, appelée ici déprédation, est un problème répandu et causant d'importantes pertes financières en agriculture ainsi qu'en aquaculture. J'ai donc voulu obtenir une meilleure compréhension des décisions d'alimentation des eiders et

de leurs abondances épisodiques dans les fermes de moules tout en estimant les pertes de production directes et indirectes qu'ils peuvent causer. Grâce aux expériences en captivité couplées à différentes méthodes de modélisation, j'ai quantifié les taux d'acquisition et estimé les rendements énergétiques nets des eiders s'alimentant dans des habitats dits naturels (plaque de moules) versus artificiels (boudins de type collecteur). Chaque eider pouvait occasionner des pertes jusqu'à 5.8 kg de moules par jour, confirmant les impacts draconiens qu'ils peuvent causer dans les fermes de moules. Les boudins de moules étaient généralement plus profitables que les plaques de moules, excepté quand la densité énergétique des moules de culture étaient inférieure à celle des moules intertidales. Dans cette situation, les plaques intertidales de bonne qualité représentaient des rendements énergétiques nets plus élevés et positifs. Les plaques de basse qualité représentaient toujours un rendement négatif et plus faible que les autres habitats. Donc, bien que les fermes de moules soient généralement plus profitables, la variation dans la qualité des habitats naturels rend la profitabilité des sites d'aquaculture relative. Ainsi, la considération en parallèle des rendements énergétiques des différents types d'habitats pourraient mieux expliquer les comportements de sélection par les canards de mer.

Enfin, je me suis intéressé aux filets d'exclusion, méthode la plus efficace pour réduire sur le long terme la déprédation des canards dans les sites d'aquaculture. J'ai testé en captivité plusieurs types de filets afin d'identifier les caractéristiques permettant à la fois une exclusion efficace, une manœuvrabilité suffisante et une limitation maximale des risques de prises accidentelles des eiders dans les filets. Un filet avec une taille de maille maximale de 6" (environ 15 cm) et une épaisseur de brin élevée était le meilleur type de filet pour exclure les eiders. Au contraire, les filets avec un brin fin et de larges mailles étaient plus susceptibles de créer de la prise accidentelle. Enfin, la compréhension des mécanismes de déprédation à un site peut aider à réduire les coûts et les efforts d'installation et d'entretien des filets d'exclusion.

Une meilleure compréhension des phénomènes de déprédation et leurs liens avec les habitats naturels pourraient aider à mieux combattre et éventuellement prédire cet important problème dans l'industrie aquacole.

Mots clés : Quête alimentaire ; Eider à duvet ; Zone intertidal ; Taux d'acquisition ; Déprédation ; Équilibre énergétique ; Digestion ; Collecteur

ABSTRACT

One of the foraging strategies allowing predators to reach their energy balance is to feed on preys that are abundant and easily available but often of low quality. Examples of those predators are found in herbivores and molluscivores. I did a set of experiments in captivity to measure foraging profitability in a molluscivorous predator, the Common eider (*Somateria mollissima*), foraging on a low quality prey, the Blue mussel (*Mytilus edulis*).

Functional response (FR) represents the variation of intake rate of predator according to prey density. Type II FR is represented by an asymptote predicting a diminution of intake rates at low densities, when prey are more difficult to find. However, for very abundant and available prey like mussels, maximum intake rates might be reached even at low abundances. Indeed, we measured a high intake rate in captive eiders at 45 prey.min⁻¹ maintained even at low mussel densities. Those results may explain important depletion by ducks frequently observed in mussel beds as well as important damages they can cause in mussel farms.

Foraging theory states that predators select better quality prey in order to increase foraging profitability, defined by a relation between profits and costs in energy and time associated with the foraging activity. Thus, sea ducks might select better quality mussels among the generally low quality population, to improve ingestion and digestion processes. Experiments in captivity showed that eider generally preferred small mussels and cultivated mussels, and their better quality generally allowed the increase of eiders' gross intake rates of prey and energy. Moreover, large cultivated mussels allowed a faster digestion compared to large intertidal mussels, which has important implications for those digestively limited predators.

Cultivated mussels were of better quality for eiders, explaining their attraction toward aquaculture sites. Yet, the attraction of birds toward cultures made by human, called here depredation, is a widespread problem causing important financial losses in agriculture and aquaculture. I wanted to obtain a better understanding of eiders foraging decisions and their episodic abundances in mussel farms while estimating direct and indirect production losses they can cause. Thanks to experiments in captivity, paired with different modeling methods, I quantified intake rates and estimated net energy yields of eiders foraging in natural (mussel tiles) versus artificial habitats (collector type ropes). Each eider caused losses up to 5.8 kg of mussels daily, attesting the drastic impacts they can cause in mussel farms. Mussel ropes were generally more profitable than mussel tiles, except when the energy density of cultivated mussels was lower than intertidal mussels. In this situation, intertidal tiles of high quality represented the highest and only positive net energy yield. Low quality tiles were always associated with negative and lower yields than other habitats. Hence, although mussel farms were generally more profitable, variation in natural habitats' quality make the profitability of aquaculture site relative. Thus,

parallel consideration of the different habitats' energy yields might better explain sea ducks' selective behaviors.

Finally, I was interested in exclusion nets, the most efficient and durable method to reduce sea duck depredation in aquaculture sites. I tested in captivity different net types in order to identify characteristics allowing at the same time an efficient exclusion, a sufficient manoeuvrability and a maximal limitation of eider entanglement. We identified a net with a maximum mesh size of 6 inches (~ 15 cm) and large twine size to be best in excluding Common eiders. On the contrary, nets with thin twine and large mesh sizes were more likely to cause bird entanglement. Finally, good knowledge of the predation problem in a site may help to reduce costs and efforts installation and maintenance of exclusion nets.

A better understanding of depredation episodes and their relationships with natural habitats might help fighting and potentially predicting this important problem in the aquaculture industry.

Keywords : Foraging ; Common eider ; Intertidal zone ; Intake rate ; Depredation ; Energy balance ; Digestion ; Collector

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La quête alimentaire est une activité indispensable aux organismes afin de trouver l'énergie et les nutriments nécessaires à leur survie, leur développement et leur reproduction. Les meilleurs comportements de quête alimentaire, qui permettent d'améliorer l'aptitude phénotypique, sont donc favorisés par la sélection naturelle. La connaissance des stratégies alimentaires possède une importance notoire pour la conservation des habitats et des espèces. En effet, bien connaître les relations proies-prédateurs peut, par exemple, permettre de définir les habitats critiques ou caractériser le cycle annuel d'utilisation des habitats des proies et prédateurs (Nolet *et al.*, 2006; West *et al.*, 2005). Ainsi, de nombreuses études ont été faites dans le domaine de l'écologie comportementale sur la quête alimentaire des espèces animales dans les années 1980 - 1990 notamment avec le développement de la théorie de la quête alimentaire (Danchin *et al.*, 2008; Krebs et Davies, 1997; Pyke, 1984; Stephens *et al.*, 2007; Stephens et Krebs, 1986). Cependant, l'obtention de données empiriques précises des comportements de quête alimentaire représente un défi, surtout en milieu naturel, et celles-ci peuvent être les éléments manquants en écologie comportementale.

La quête alimentaire doit permettre aux individus d'atteindre leur équilibre énergétique, et les stratégies d'alimentation sont donc généralement choisies dans cette optique. Cependant, certains régimes alimentaires sont particulièrement pauvres en énergie et de grandes quantités de nourriture doivent être ingérées pour obtenir un rendement énergétique positif (Cruz-Rivera et Hay, 2000). La quête alimentaire peut donc représenter un réel défi pour les prédateurs, d'autant plus qu'elle peut être limitée par d'autres activités et nécessiter la mise en place de compromis. Par exemple, afin d'être capables de voler, les oiseaux doivent maintenir une masse corporelle en

dessous d'une limite définie par leur charge alaire (rapport entre la masse de l'oiseau et la surface portante de ses ailes) (Pennycuick, 1969). Or l'acquisition de nourriture peut jouer un rôle important dans l'augmentation de la masse corporelle des animaux, particulièrement pour certains régimes alimentaires basés sur des aliments volumineux et peu énergétiques (Guillemette, 1994). Ainsi on peut constater que peu d'espèces aviaires capables de voler sont exclusivement herbivores ou folivores (Lopez-Calleja et Bozinovic, 2000). Des exceptions se trouvent, notamment chez certaines espèces d'anatidés, de passereaux (le rara à queue rousse, *Phytotoma rara*) (Lopez-Calleja et Bozinovic, 2000) ou encore le singulier hoazin huppé (*Opisthocomus hoazin*) capable, comme les ruminants, d'effectuer de la fermentation bactérienne pour digérer la cellulose (Domínguez-Bello *et al.*, 1994). Comparativement aux herbivores, certains benthivores aviaires qui ingèrent leurs proies entières font face à d'importantes contraintes mettant en jeu, entre autres, leur capacité à voler (Guillemette, 1994).

Au cours de ma thèse, je me suis donc intéressée à un groupe de prédateurs aviaires benthivores, les canards de mer, qui en plus d'être capables de voler sont d'efficaces plongeurs pour atteindre leurs proies. Étant des prédateurs qui s'alimentent sous l'eau, leurs comportements d'alimentation sont très difficiles à observer en milieu naturel, particulièrement la quantification de leurs taux d'acquisition en proie. J'ai donc choisi d'effectuer mes recherches en captivité, permettant ainsi l'observation précise et contrôlée des comportements d'alimentation en plongée des canards de mer. En utilisant la théorie de la quête alimentaire comme outil analytique, je me suis intéressée aux mécanismes d'alimentation des canards mer s'alimentant d'une de leurs proies préférées mais de faible valeur énergétique, la moule. Les canards de mer s'alimentent dans différents habitats de la moule (Bustnes, 1998; Cantin *et al.*, 1974; Ross et Furness, 2000) et je me suis intéressée dans cette thèse à deux de ces habitats que je suppose opposés dans les caractéristiques morphologiques et anatomiques des moules qui les composent, soit la zone intertidale et les sites d'aquaculture. Ainsi ma

thèse possède des implications pour l'étude et la conservation de certains habitats naturels ainsi que des implications appliquées à un problème important dans l'aquaculture, celui de la déprédation des canards de mer.

REPONSE FONCTIONNELLE

Définition et présentation des différents types de réponse fonctionnelle

Les modèles de réponse fonctionnelle (RF) représentent la variation du taux d'acquisition de proies en fonction de leur densité dans le milieu (Holling, 1959b, 1965). Il existe trois principaux modèles de RF qui diffèrent dans la représentation du taux d'acquisition en fonction de la densité.

Le type I suppose une augmentation linéaire du taux d'acquisition du prédateur avec l'augmentation de la densité de proie. Ce type de RF peut se rencontrer dans l'exemple des crustacés ou mollusques filtreurs (Maynard-Smith, 1974).

Le type II, le plus couramment rencontré dans les études scientifiques, est représenté par une asymptote où le taux d'acquisition atteint un plateau à une densité à partir de laquelle le prédateur est limité par sa capacité à manipuler et ingérer la nourriture, et ne peut donc plus augmenter son taux d'acquisition en proies. Ce type de RF est le plus couramment rencontré et est exprimé par l'équation de Michaelis-Menten, dans laquelle le taux d'acquisition en proies (TA) est exprimé en fonction de la densité de proies, du coefficient du temps de manipulation (a) et du coefficient du temps de recherche (b) (Figure 1). a marque l'asymptote de la courbe, soit le taux d'acquisition maximal qu'un prédateur peut atteindre dépendamment de sa capacité à manipuler la proie, par exemple suivant la taille des proies ou suivant la stratégie de manipulation utilisée (Goss-Custard *et al.*, 1996; Richman et Lovvorn, 2003). La courbe en tirets

dans la Figure 1 illustre une variation de a par rapport à la courbe de référence en trait plein. b définit la pente de la courbe aux faibles densités et est dépendant du taux de rencontre du prédateur avec les proies, qui varient suivant la facilité à trouver et attraper une proie. Ainsi, des proies plus ou moins cryptiques ou plus ou moins accessibles (proies enfouis, rapides, etc.) possèdent des incidences variables sur la forme de la courbe aux faibles densités (Gendron et Staddon, 1983). La courbe en pointillés dans la Figure 1 illustre une variation de b par rapport à la courbe de référence en trait plein. Le type II caractérise le type de RF rencontré chez les canards plongeurs (Lovvorn et Gillingham, 1996; Lovvorn *et al.*, 2003), et sera donc le seul considéré dans cette thèse.

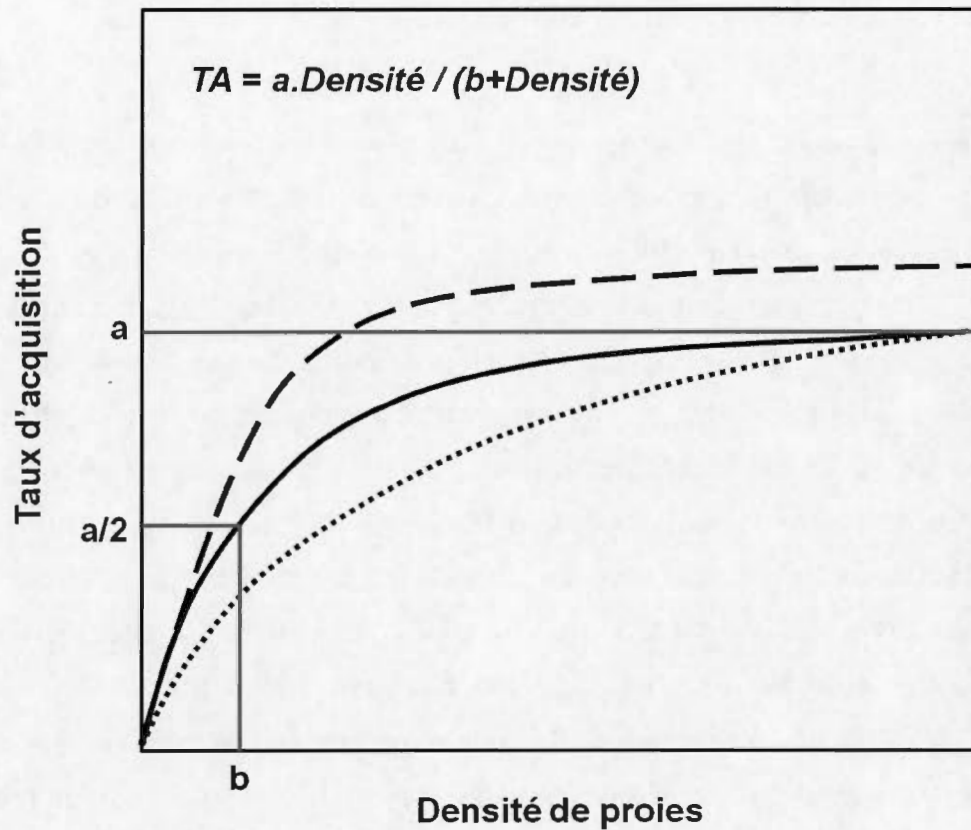


Figure 1 : Courbes de réponse fonctionnelle suivant l'équation de Michaelis Menten (d'après Lovvorn et al. 2003).

Le type III est similaire au type II, c'est-à-dire qu'aux fortes densités de proies, le niveau d'ingestion atteint un plateau. Cependant il diffère pour les petites densités et présente une accélération exponentielle du taux d'acquisition quand les faibles densités augmentent. Cette augmentation exponentielle peut être causée soit par des capacités d'apprentissage des prédateurs qui permettent d'augmenter les taux d'acquisition quand les proies deviennent moins rares, soit par un changement depuis une proie secondaire vers la proie principale quand celle-ci devient plus abondante (Holling, 1959a).

Intérêts d'établir des courbes de RF

L'établissement des courbes de RF permettent de mieux comprendre les relations proies-prédateurs afin de pouvoir prédire, en fonction de la densité de proies disponibles dans un habitat donné, les taux d'acquisition théoriques des prédateurs s'alimentant dans cet habitat (Collazo *et al.*, 2010; Goss-Custard *et al.*, 2006). Il est ensuite possible de déterminer le nombre de prédateurs que l'habitat peut supporter (i.e. capacité de charge) ainsi que leur distribution spatiale (Gill *et al.*, 2001; Piersma *et al.*, 1995; Sutherland et Anderson, 1993). De plus, les courbes de réponses fonctionnelles peuvent être utilisées dans différentes études fondamentales ou appliquées, telles que les études qui utilisent des modèles basés sur les individus (« individual based models ») ou les études qui cherchent à quantifier l'apport de composés toxiques par les proies aux prédateurs (Colin et Dam, 2007; Okuyama, 2009). De plus, les courbes de RF permettent d'établir, avec des mesures de contenu énergétique des proies disponibles, des courbes de TA en énergie d'un prédateur en fonction de la densité de proies disponibles dans un habitat (Richman et Lovvorn, 2003). Ces mesures permettent alors de déterminer la qualité de cet habitat pour ce prédateur (Guillemette *et al.*, 1992). L'établissement de RF est donc un outil utile pour la gestion et la conservation des populations de proies et de prédateurs (West *et al.*, 2005).

Épuisement des proies

Les modèles de RF, et notamment le type II, peut permettre de faire des prédictions quand à l'utilisation des parcelles de nourriture par les prédateurs. En effet, considérons une parcelle de nourriture avec un prédateur s'alimentant des proies de cette parcelle en absence de recolonisation. Au fur et à mesure que le prédateur va

s'alimenter, la densité des proies va diminuer, phénomène que j'appelle épuisement (ou « depletion » en anglais). Ainsi, suivant la courbe de réponse fonctionnelle, le taux d'acquisition en proie va lui aussi diminuer avec l'épuisement des proies. Or suivant le théorème de la valeur marginale (Charnov, 1976b), à une certaine densité de la parcelle (« giving-up density », Brown, 1988), le taux d'acquisition en proie devient inférieur au taux d'acquisition moyen de l'ensemble des parcelles disponibles, et le prédateur doit quitter la parcelle pour en trouver une autre plus rentable. Intuitivement, ce phénomène permettrait d'éviter l'épuisement total d'une parcelle d'alimentation car les prédateurs sont supposés arrêter de prélever des proies quand la densité devient trop faible.

Cependant, tout ce concept théorique repose sur le fait que le taux d'acquisition de proies diminue quand la densité en proie diminue, ce qui est envisageable dans le cas d'une proie relativement difficile à trouver et attraper. Mais dans la situation d'une proie très abondante et accessible, la courbe de RF pourrait être différente, avec une pente positive très marquée et un taux d'acquisition maximal atteint à de faibles densités. Dans une telle situation, les prédateurs seraient capables de maintenir des taux d'acquisition maximaux même à de faibles densités de proies, rendant alors possible un épuisement important voir total des proies dans une parcelle d'alimentation. Une telle situation est, à ma connaissance, peu considérée dans les études sur les modèles de RF.

Dans le chapitre I de cette thèse, je me suis donc demandé quelle forme de courbe allait prendre la RF dans la situation d'un prédateur s'alimentant d'une proie accessible et abondante, et j'ai discuté des possibilités d'épuisement majeur des sites d'alimentation dans cette situation.

SELECTION DE PROIES

La théorie de la quête alimentaire

La théorie de la quête alimentaire offre un cadre théorique permettant d'étudier et idéalement de prédire les différentes stratégies alimentaires utilisées par les prédateurs (Danchin *et al.*, 2008; Danchin *et al.*, 2005; Krebs et Davies, 1997; Stephens et Krebs, 1986). Il est considéré dans cette théorie que les prédateurs sélectionnent les proies (ou habitats) de meilleure qualité afin d'améliorer la profitabilité de l'alimentation (Emlen, 1966; MacArthur et Pianka, 1966; Stephens et Krebs, 1986). La profitabilité est un rapport entre les bénéfices et les coûts en énergie et en temps associés à l'alimentation sur un type de proie (ou un habitat) (Ouellet, 2013).

Dans cette thèse, j'ai exprimé la profitabilité de l'alimentation en terme de taux d'acquisition en énergie, soit un apport énergétique par unité de temps d'alimentation qui va varier suivant l'échelle temporelle à laquelle on se place ou les processus de l'alimentation considérés (Fortin *et al.*, 2002; Heath *et al.*, 2010; Quaintenne *et al.*, 2010; Van Gils *et al.*, 2005b; Ydenberg *et al.*, 1994) :

(1) *Le taux brut d'acquisition en proie ou en énergie* considère uniquement la quantité de proies ou d'énergie qui entre dans l'organisme en fonction du temps. Ce taux est donc dépendant de la capacité d'ingestion du prédateur et du temps disponible pour la recherche de nourriture. J'utilise les taux bruts d'acquisition en proie et en énergie dans les chapitres I, II et IV de cette thèse.

(2) *Le taux d'acquisition d'énergie métabolisable* considère la quantité d'énergie venant de l'alimentation réellement disponible au prédateur, soit après les processus de digestion. Ce taux est donc dépendant de l'efficacité et du temps de digestion. Je

mesure l'efficacité et le temps de digestion dans le chapitre III et utilise la valeur d'efficacité de digestion dans le chapitre IV de cette thèse.

(3) *Le taux net d'acquisition en énergie* représente la quantité d'énergie disponible après avoir considéré l'ensemble des coûts énergétiques de l'alimentation, incluant la digestion, et des autres activités du prédateur. J'estime ce taux net d'acquisition en énergie dans le chapitre IV à partir des autres taux estimés dans les chapitres précédents. J'exprime ce taux net sur la période d'une journée, en considérant donc une dépense énergétique journalière estimée par Guillemette *et al.* (2012). Un taux net d'acquisition en énergie égal à zéro indique que le prédateur a atteint l'équilibre énergétique. Un taux positif indique un surplus d'énergie traduit par une prise de poids du prédateur alors qu'un taux négatif entrainera une perte de poids car le prédateur devra puiser dans ses réserves pour compenser les coûts énergétiques de ses activités.

Dans plusieurs chapitres de cette thèse, je cherche à mieux comprendre comment les prédateurs peuvent réussir à améliorer ces différents TA grâce à la sélection de différents types de proies. La sélection d'un type de proie par un prédateur peut être mise en évidence s'il consomme à des taux d'acquisition différents des types de proies présents en même temps dans l'habitat (Jacobs, 1974). Cependant, il peut être utile de considérer les abondances initiales des différents types de proies au site d'alimentation et parler de sélection quand un type de proie est pris en quantité significativement plus importante que ce qui serait attendue avec une prise aléatoire des proies en fonction de leur abondance dans l'habitat.

En effet, d'après la théorie de la quête alimentaire, les comportements de sélection vont être dépendants de la composition en proie de l'habitat, et plus précisément de l'abondance du type de proie préféré (Barnard et Brown, 1981; Krebs *et al.*, 1977; MacArthur et Pianka, 1966). Quand le type de proie préféré est abondant, les comportements de sélection envers ce type de proies sont souvent clairs et marqués.

En revanche, quand l'abondance de ce type de proie préféré diminue, les comportements de sélection sont supposés s'estomper jusqu'à ce que les différents types de proies soient pris au hasard. Il est donc important de considérer l'abondance des types de proies dans les études de comportement de sélection, ce que je fais dans le chapitre III, portant sur la sélection de proies.

Exemples de stratégies d'alimentation

Différentes stratégies d'alimentation sont disponibles aux prédateurs afin d'améliorer les TA en énergie (Ouellet *et al.*, 2013; Whelan et Brown, 2005). Tout d'abord, les prédateurs peuvent être très sélectifs et se spécialiser sur des proies de très bonne qualité mais souvent rares, difficiles à attraper et/ou longues à manipuler. La facilité à trouver et attraper une proie peut dépendre de plusieurs facteurs tels que son abondance dans le milieu (réponse fonctionnelle), sa facilité de détection par le prédateur (exemple des proies cryptique) (Erichsen *et al.*, 1980; Gendron et Staddon, 1983), ou encore sa rapidité de déplacement par rapport au prédateur (Christensen et Persson, 1993). Le temps de manipulation, qui représente l'intervalle de temps entre le moment où le prédateur a attrapé une proie et celui où il l'ingère (Stephens et Krebs, 1986), peut lui aussi varier suivant différents facteurs tels que la technique d'alimentation employée ou la taille de la proie. Par exemple, le temps de manipulation d'huitriers-pies (*Haematopus ostralegus*) qui ouvrent les moules pour ingérer la chair augmente avec la taille des moules mais aussi suivant la technique d'ouverture employée (insertion du bec entre les valves ou martèlement du côté ventral ou dorsal de la coquille) (Zwarts *et al.*, 1996a). Cette catégorie de prédateurs va généralement avoir un grand apport énergétique par proie, mais la quantité de proies pouvant être ingérées sera limitée par de long temps de recherche et/ou de manipulation.

Comme autre stratégie d'alimentation, les prédateurs peuvent sélectionner des proies plus rapides à ingérer, et baser ainsi leur alimentation sur la quantité de proies acquises par unité de temps passée à s'alimenter (Ouellet *et al.*, 2013; Whelan et Brown, 2005). Cela est souvent possible avec des proies abondantes et facilement accessibles dans l'environnement. Cependant, ce type de proies peu mobiles est souvent de moindre qualité énergétique (Ouellet *et al.*, 2013), d'où la nécessité d'en acquérir en grande quantité pour obtenir un apport énergétique suffisant, au risque d'engorger le système digestif. Des exemples de ce type de prédateurs se trouvent notamment chez les herbivores qui doivent ingérer de grande quantité de leur proie abondante et facile à obtenir afin de pallier la faible teneur en nutriments et l'abondance de fibre difficile à digérer (Hirakawa, 1997a; Whelan et Brown, 2005). Cependant, ces prédateurs ont aussi la possibilité de sélectionner les proies qui permettent de limiter le temps de digestion ou d'en améliorer l'efficacité (Hirakawa, 1997a). En effet, une fois la proie ingérée, les processus de digestion s'initient afin d'extraire l'énergie et les nutriments de la nourriture. Or l'efficacité et le temps de digestion vont souvent être dépendants de la composition en matériel peu ou non digestible des proies. Des proies possédant beaucoup de cellulose, de coquille ou de lipides seront difficiles à digérer, entraînant soit des temps de digestion plus longs, soit une efficacité de digestion moindre (Hilton *et al.*, 2000; Hilton *et al.*, 1998; Hirakawa, 1997a). Par exemple, les poissons les plus gras peuvent entraîner des temps de digestion plus longs pour leurs prédateurs aviaires (Hilton *et al.*, 1998). De plus, étant donné que la digestion fait suite à l'ingestion, un ralentissement de la digestion trop important peut entraîner un ralentissement de l'entièreté du processus d'alimentation (incluant l'ingestion), créant un goulot d'étranglement digestif et forçant les individus à faire des pauses dans leur alimentation une fois leur système digestif plein (Guillemette *et al.*, 1992; Karasov *et al.*, 1986; Ouellet *et al.*, 2013). Donc les prédateurs aux contraintes de digestion importantes ont pu développer des comportements de sélection envers les proies les plus faciles et rapides à digérer afin d'améliorer la profitabilité de leur alimentation. Par exemple, la capacité de digestion

et le temps d'alimentation sont deux contraintes importantes dans la détermination du régime alimentaire de certains ruminants tels que l'orignal (Belovsky, 1978, 1984).

Dans les chapitres II et III de ma thèse, j'ai voulu savoir si un prédateur qui base son alimentation sur une proie abondante mais de faible qualité était capable de sélectionner des types de proies de profitabilité variable et quels étaient les impacts d'une telle sélection au niveau de leur processus d'ingestion et de digestion.

LA PREDATION SUR LES ORGANISMES BENTHIQUES

Au cours de cette thèse, je me suis intéressée à un groupe de prédateurs aviaires benthivores. En effet, quand on s'intéresse à la quête alimentaire sur un type de proie abondant mais de mauvaise qualité, on pense souvent aux herbivores (Yearsley *et al.*, 2001). Cependant, les espèces benthiques peuvent aussi être caractérisées de proies abondantes et de mauvaise qualité, mais il n'est pas toujours facile d'observer les comportements d'alimentation des prédateurs benthiques dans le milieu naturel.

Les organismes benthiques : la moule

Le benthos marin désigne l'ensemble des organismes aquatiques vivant au fond des mers. On peut distinguer deux types d'organismes benthiques, suivant leur zone de vie. Les organismes épibenthiques vivent à la surface des fonds marins, soit de façon fixée (moules, huîtres, balanes, etc.), soit libre (étoiles de mer, oursins, pectinidés, crabes, etc.). Les organismes endobenthiques, quant à eux, vivent enfouis dans le sédiment, à différentes profondeurs suivant les espèces (certaines espèces de palourdes, *macoma*, couteau, etc.) (Seitz *et al.*, 2001). Donc suivant leur mode de vie (endo- ou épi-benthiques, fixés ou mobiles), les organismes benthiques vont être plus

ou moins accessibles aux prédateurs. Les espèces benthiques ont souvent une valeur énergétique faible (Ouellet *et al.*, 2013). En effet, à cause de leur accessibilité pour les prédateurs, ces organismes ont souvent développés des caractéristiques morphologiques de défense contre la prédation (coquille des bivalves, test et piquants des échinidés, etc.), ce qui en fait des proies de moindre profitabilité. Cependant, beaucoup de ces organismes se trouvent en grande abondance dans les fonds marins et, couplé à leur accessibilité, peuvent être des proies de choix pour de nombreux prédateurs.

La Moule bleue (*Mytilus edulis*) possède une des distributions les plus répandues parmi les mollusques bivalves, et se retrouve généralement dans les eaux froides et « polaires » des zones intertidales et subtidales sous forme de bancs de moules composés d'importantes concentrations d'individus attachées par leur byssus aux côtes rocheuses (Bayne, 1976). Malgré leur grande abondance, leur épaisse coquille en fait des proies de faible qualité, généralement moindre que les autres espèces benthiques (Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013). Cependant, les caractéristiques morphologiques et anatomiques des moules déterminant leur profitabilité (i.e. contenu énergétique, quantité en chair relativement à la quantité en coquille, attachement au substrat, épaisseur et résistance de la coquille) peuvent varier avec l'âge, la vitesse de croissance et l'état reproductif des moules. Ces caractéristiques sont aussi dépendantes de nombreux facteurs environnementaux (l'apport alimentaire, la température et la salinité de l'eau, la force des vagues, l'exposition à l'air) et de leurs variations suivant les saisons, la localisation géographique et les habitats où elles se trouvent (Alunno-Bruscia *et al.*, 2001; Alunno-Bruscia *et al.*, 2000; Archambault *et al.*, 1999; Bayne et Worrall, 1980; Beadman *et al.*, 2003; Carrington, 2002; Cusson et Bourget, 2005; Dare et Edwards, 1975; Hunt et Scheibling, 2001; Kirk *et al.*, 2007; Moeser et Carrington, 2006; Nagarajan *et al.*, 2006; Smaal et Vonck, 1997; Young, 1985; Zandee *et al.*, 1980). Ainsi, Kirk *et al.* (2007) ont montré des différences de morphologie suivant la taille

des moules et entre des moules de la zone intertidale versus des moules trouvées sur des structures d'ostréiculture en Colombie-Britannique (bouées, pontons...). Aussi, certaines caractéristiques des moules vont varier suivant leur cycle de vie annuel, telle que la condition corporelle des moules matures sexuellement (≥ 20 mm de longueur), représentée par la masse de la chair et le contenu énergétique, qui est étroitement liée à leur état reproductif (Dare et Edwards, 1975; Kautsky, 1982b; Myrand *et al.*, 2000). En effet, les moules constituent des réserves énergétiques glucidiques et lipidiques lors des périodes d'abondance de nourriture, généralement en été, et les allouent ensuite soit à l'entretien des parties somatiques en été et en automne, soit à la gamétogénèse qui commence en hiver, et se poursuit jusqu'au moment des événements de ponte, au printemps et au début de l'été (Kautsky, 1982b). La masse des gamètes juste avant la ponte printanière peut alors représenter jusqu'à 50% de la masse corporelle totale (Gosling, 2003). Puis, lors des événements de ponte, au printemps puis au cours de l'été, plus de 80% de la masse des gamètes va être expulsée, ce qui se traduit par une diminution abrupte de la masse corporelle et du contenu énergétique des moules (Gosling, 2003; Kautsky, 1982b; Zandee *et al.*, 1980).

Donc de nombreux facteurs intrinsèques et extrinsèques peuvent faire varier la qualité des moules, ce qui peut avoir des conséquences sur la rentabilité de l'alimentation de leurs prédateurs. Ces derniers peuvent donc sélectionner les moules les plus rentables suivant leur stratégie d'alimentation.

Les prédateurs de bivalves

Bien que la coquille des bivalves leur confère une protection mécanique efficace contre de nombreux facteurs environnementaux et pressions de prédation, de nombreux prédateurs ont trouvé des stratégies afin de pouvoir s'en alimenter. Les

bivalves représentent pour ces prédateurs molluscivores une source de nourriture souvent importante, notamment grâce à leur grande abondance dans certains habitats. Les prédateurs de bivalves sont nombreux, et ce, dans différents embranchements : mollusques, échinodermes, crustacés, poissons, oiseaux, mammifères.

Chaque espèce prédatrice a développé sa propre méthode pour pouvoir s'affranchir de la coquille et n'assimiler que les parties nutritives des bivalves. De nombreux prédateurs ouvrent ou cassent la coquille avant d'ingérer uniquement la chair. Par exemple, les crabes utilisent leurs pinces puissantes pour casser les coquilles suivant différentes méthodes en fonction du type de bivalves qu'ils mangent (Elnor, 1978). De même, l'huitrier-pie (*Haematopus ostralegus*) utilise son bec et différentes méthodes pour ouvrir les bivalves à marée basse et en extraire la chair (Zwarts *et al.*, 1996a). Cette stratégie alimentaire représente souvent de longs temps de manipulation, afin d'ouvrir ou casser les coquilles, mais permet une digestion rapide en ingérant uniquement la chair.

D'autre part, il y a quelques espèces prédatrices molluscivores qui ingèrent la proie entière et broient la coquille dans leur estomac (gésier) pour ensuite n'absorber que les parties nutritives. Les seuls exemples, à ma connaissance, de ces méthodes de prédation se trouvent chez les oiseaux de rivage et les canards (certaines espèces de canards de mer et de fuligules). Ainsi, le bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) ingère les bivalves entiers présents à marée basse dans le milieu intertidal, broie les coquilles dans son gésier et les excrète dans ses fèces (Van Gils *et al.*, 2003). De même, les espèces molluscivores du groupe des canards de mer ingèrent les bivalves entiers et les broient dans leurs gésiers pour n'absorber que les parties nutritives (Nehls, 2001). Ces espèces qui avalent les bivalves entiers, peuvent souvent en ingérer beaucoup à la fois, mais les processus digestifs sont longs et difficiles, et les taux de digestion (nombre de moules digérées par unité de temps) peuvent alors être inférieurs aux taux d'ingestion (nombre de moules ingérées par unité de temps), et limiter l'alimentation (Guillemette, 1994; Jeschke *et al.*, 2002).

Parmi les molluscivores aviaires, quelques espèces limicoles qui se nourrissent à marée basse sur les espèces benthiques ont été étudiées en détail notamment l'huitrier-pie (Goss-Custard *et al.*, 1995; Meire et Ervynck, 1986; Nagarajan *et al.*, 2002; Stillman *et al.*, 2003) et le bécasseau maubèche (Dekinga et Piersma, 1993; Piersma *et al.*, 2003; Van Gils *et al.*, 2005b; Zwarts *et al.*, 1992), pour ne citer que quelques exemples de la large littérature existant sur ces deux espèces. Or parmi ces deux espèces, seul le bécasseau ingère les bivalves entiers. En comparaison, les comportements d'alimentation des canards de mer peuvent être plus difficiles à étudier en milieu naturel car ils doivent plonger pour atteindre les proies benthiques. Mais ces espèces prédatrices sont particulièrement intéressantes à étudier car des contraintes de plongée s'ajoutent aux contraintes énergétiques déjà importantes dues à la digestion des bivalves entiers.

Les canards de mer

Le groupe taxonomique des canards de mer ou *Mergini* (ordre des Ansériformes et famille des Anatidés) regroupe une vingtaine d'espèces de canards plongeurs qui passent au moins une partie de leur cycle annuel dans les habitats marins (Livezey, 1995). Plusieurs espèces de canards de mer s'alimentent d'organismes benthiques (Cottam, 1939), et seules ces espèces seront considérées ici. Pour s'alimenter, les canards de mer sont capables de plonger jusqu'à 50 m (dépendamment de l'espèce considérée), mais préfèrent habituellement plonger dans des eaux peu profondes (0 - 10 m) où les organismes benthiques sont présents en abondance (Guillemette *et al.*, 1993). Leur régime alimentaire peut être varié et souvent composé de polychètes, échinodermes, crustacés et mollusques (Blicher *et al.*, 2011; Bourget *et al.*, 2007; Cantin *et al.*, 1974; Cottam, 1939; Guillemette *et al.*, 1996; Guillemette *et al.*, 1992; Leopold *et al.*, 2001; Merkel *et al.*, 2007a; Merkel *et al.*, 2007b; Vermeer et Bourne,

1982). Cependant, la plupart des canards de mer sont des prédateurs spécialistes des bivalves, et notamment de la moule qui peut être une des seules proies mangées par les plus larges espèces d'eiders et de macreuses à certaines périodes de leur cycle de vie (Guillemette *et al.*, 1993; Kaiser *et al.*, 2006; Ouellet *et al.*, 2013). En revanche, malgré leur présence à de fortes densités, les bivalves, et plus particulièrement les moules, constituent une des proies les plus pauvres en énergie de leur régime. En effet, les bivalves ont un contenu énergétique d'en moyenne $1.47 \pm 0.60 \text{ kJ.g}^{-1}$ de masse fraîches avec l'exosquelette, ce qui est moindre que la plupart des échinodermes (2.05 ± 0.37 à 3.40 kJ.g^{-1}), des crustacés (2.05 ± 0.05 à $3.50 \pm 1.12 \text{ kJ.g}^{-1}$) et des annélides ($3.03 \pm 0.89 \text{ kJ.g}^{-1}$) (Ouellet *et al.*, 2013). Seuls les oursins (*Echinoidea spp.*) ont un contenu énergétique légèrement inférieur à celui des bivalves ($1.26 \pm 0.60 \text{ kJ.g}^{-1}$) (Ouellet *et al.*, 2013). Comparativement, au niveau spécifique, Guillemette *et al.* (1992) ont trouvé des contenus énergétiques plus faibles pour des moules d'environ 10 mm de longueur (0.966 kJ.g^{-1} de masse humide avec la coquille) que pour des crabes d'environ 40 mm (3.163 kJ.g^{-1}), mais pas pour des oursins d'environ 30 mm de diamètre (0.580 kJ.g^{-1}). De plus, comme je l'ai mentionné plus tôt, l'abondance et la qualité des moules peut présenter d'importantes variations intra et inter-annuelles suivant de nombreux facteurs intrinsèques et environnementaux, ce qui peut faire varier les rendements énergétiques de ces proies pour les canards de mer. Par exemple, les populations de moules dans la mer Kattegat semblent varier sur un cycle de 3 à 4 ans, variation apparemment due aux effets combinés de la prédation par les étoiles de mer et les canards et l'absence de recrutement larvaire (Larsen et Guillemette, 2000).

Le processus d'alimentation chez les canards de mer se résume en une succession de cycles d'alimentation, chacun composé d'une séance d'alimentation permettant de remplir l'œsophage et le gésier, suivie d'une séance de repos (5-10 min chez l'Eider à duvet) supposément pour amorcer les processus digestifs et permettre de faire de la place dans le système digestif pour une nouvelle séance (Figure 2) (Guillemette *et al.*,

2004; Guillemette *et al.*, 1992). L'alimentation des canards de mer représente donc d'importantes contraintes d'ingestion et de digestion pour que les individus soient capables d'atteindre un bilan énergétique positif indispensable à leur survie et leur reproduction (De Leeuw, 1999; Guillemette, 1998; Guillemette *et al.*, 1992). Pour cela, ils doivent ingérer une grande quantité de nourriture (estimé comme l'équivalent de leur poids par jour pour les eiders s'alimentant de moules) (Guillemette *et al.*, 1992). Ainsi, il a été montré que les canards étaient capables, de concert avec d'autres prédateurs, d'épuiser les populations de moules ou d'autres organismes benthiques (Guillemette *et al.*, 1996; Larsen et Guillemette, 2000). Cependant, la quantité de moules pouvant être ingérée semble limitée par la capacité d'ingestion et de digestion des canards, et il a souvent été démontré une préférence des canards de mer pour les petites moules (10 à 30 mm) (Bustnes, 1998; Bustnes et Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999) (mais voir (Hamilton *et al.*, 1999; Nehls, 2001). Ainsi, la sélection des moules de meilleure qualité pourrait être un moyen d'augmenter la profitabilité de leur alimentation.

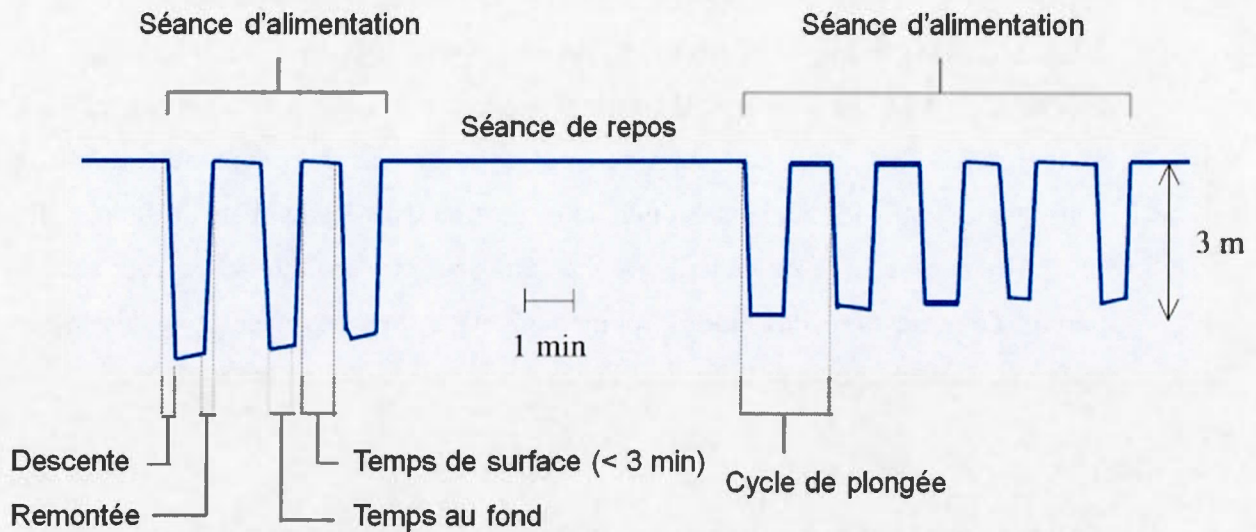


Figure 2 : Schéma illustrant les différentes phases d'un cycle alimentaire chez une femelle Eider à duvet s'alimentant à une profondeur de 3 m (Guillemette *et al.* 2004).

L'Eider à duvet

L'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), le plus grand des canards de mer (1 500 à 2 700 g), est un prédateur benthique important des environnements marins nordiques. Cette espèce est présente généralement en abondance le long des côtes nordiques de l'Amérique du Nord, du Groenland, de l'Europe, et de la Sibérie. Les bivalves représentent une proie importante de leur régime alimentaire, et notamment la moule qui peut représenter presque l'entièreté de leur régime alimentaire à l'âge adulte (Guillemette *et al.*, 1992; Laursen *et al.*, 2009; Nehls et Ketzenberg, 2002). De part sa grande taille et son importante demande énergétique, l'Eider à duvet doit s'alimenter sur de grandes quantités de proies benthiques et peut donc créer d'importantes réduction des populations dans les habitats naturels (zones inter- et sub-tidales) (Guillemette et Larsen, 2002; Guillemette *et al.*, 1996; Larsen et Guillemette, 2007). Aussi, cette espèce est connue pour créer d'importantes pertes dans les sites de

mytiliculture de nombreux pays producteurs de moules (Norvège, Écosse, Canada, USA, etc.) (Dunthorn, 1971; Ross et Furness, 2000). L'Eider à duvet est donc une espèce importante au niveau écologique et économique à travers l'hémisphère Nord, et les études menées à son sujet peuvent apporter des informations utiles à sa conservation dans les habitats naturels et sa gestion dans les habitats artificiels. De plus, c'est une espèce de canards de mer qui peut être maintenue en captivité, et permet donc de faire des études comportementales précises avec un contrôle des différents facteurs pouvant influencer les comportements d'alimentation.

LA DEPREDATION DES CANARDS DE MER DANS LES AQUACULTURES

Tout au long de ma thèse, je me suis intéressée à deux habitats de moules dans lesquels les canards de mer sont souvent présents en abondance : la zone intertidale et les sites d'aquaculture. Ces deux types d'habitats ont la particularité d'être opposés en termes de facteurs environnementaux, et donc supposément de produire des moules aux caractéristiques morphologiques différentes (Kirk *et al.*, 2007), permettant ainsi de comparer leur rentabilité respective pour les canards de mer.

La mytiliculture

La moule, en plus de son importance dans le régime alimentaire des canards de mer et d'autres prédateurs, est aussi largement consommée par l'homme, qui l'exploite par la pêche ou l'aquaculture. La production aquacole mondiale annuelle de moules dans les dernières années se situe autour de 200 000 tonnes (<http://www.fao.org/fishery/statistics>). L'aquaculture de moules, ou mytiliculture, peut être faite sous différentes formes : la culture de fond, la culture sur bouchot et la

culture en suspension (Spencer, 2002). Cependant la culture en suspension, qui consiste à faire croître les moules sur des boudins placés dans la colonne d'eau, est la méthode de culture la plus répandue à travers le monde car la submersion continue des moules permet un taux de croissance plus rapide et donc une production de moules plus grande avec un ratio chair/coquille plus élevé (Lauzon-Guay *et al.*, 2005). La culture en suspension comprend deux types de culture : la culture sur radeau et la culture sur aussière (Figure 3) (Spencer, 2002). La culture sur radeau, technique née en Europe (Espagne, Écosse) puis exportée en Amérique (USA, côte Ouest du Canada), est adaptée aux environnements restreints spatialement et permet une protection contre les prédateurs plus facile (Newell, 2009; Spencer, 2002). Cependant, cette technique est encore inadaptée aux régions prises par les glaces en hiver. La culture sur aussière est donc utilisée sur les côtes les plus nordiques de l'hémisphère Nord car elle permet une immersion totale des structures aquacoles lors de l'arrivée des glaces à la surface de l'eau et donc une protection de la production contre les hivers rudes et la banquise (Mallet et Myrand, 1995; Spencer, 2002). Cette méthode de culture est généralement plus étendue spatialement que la culture sur radeau, avec, par exemple, des aussières de 200 m de long au Québec (SODIM, 2005). C'est donc une méthode de culture qui est souvent moins facile à protéger des prédateurs. Ces méthodes de culture en suspension sont caractérisées par plusieurs types de boudins suivant le moment de l'année et l'âge des moules (représenté par une variation des tailles de moules), avec de façon générale : collecteur (moules < 20 mm), boudin de 1 an (moules de 20-30 mm), boudin de 2 ans (moules de 30-45 mm), boudins de 3 ans (moules de taille commerciale, > 45 mm). Cependant, de nombreux paramètres peuvent varier suivant les sites de production, tels que la profondeur, la température de l'eau, l'abondance de nourriture, la présence de prédateurs, les courants et tempêtes, etc., et donc les méthodes et durées de production ainsi que la rentabilité des sites peuvent différer suivant tous ces paramètres (SODIM, 2005; Spencer, 2002).

La mytiliculture est très présente sur la côte Atlantique de l'Amérique du Nord. Par exemple, de nombreuses mytilicultures sont implantées à l'Île-du-Prince-Édouard, qui est la province qui produit le plus de moules en Amérique du Nord (correspondant à 80% de la production annuelle selon la FAO), atteignant dans certaines baies presque la capacité de charge maximale des habitats (Lauzon-Guay et al., 2005a, b ; Mallet et Myrand, 1995). La mytiliculture au Québec est, quand à elle, plus récente et encore en quête de stabilité économique, mais présente à différents endroits (Gaspésie, Îles-de-la-Madeleine, Côte Nord) (Mallet et Myrand, 1995; SODIM, 2005).

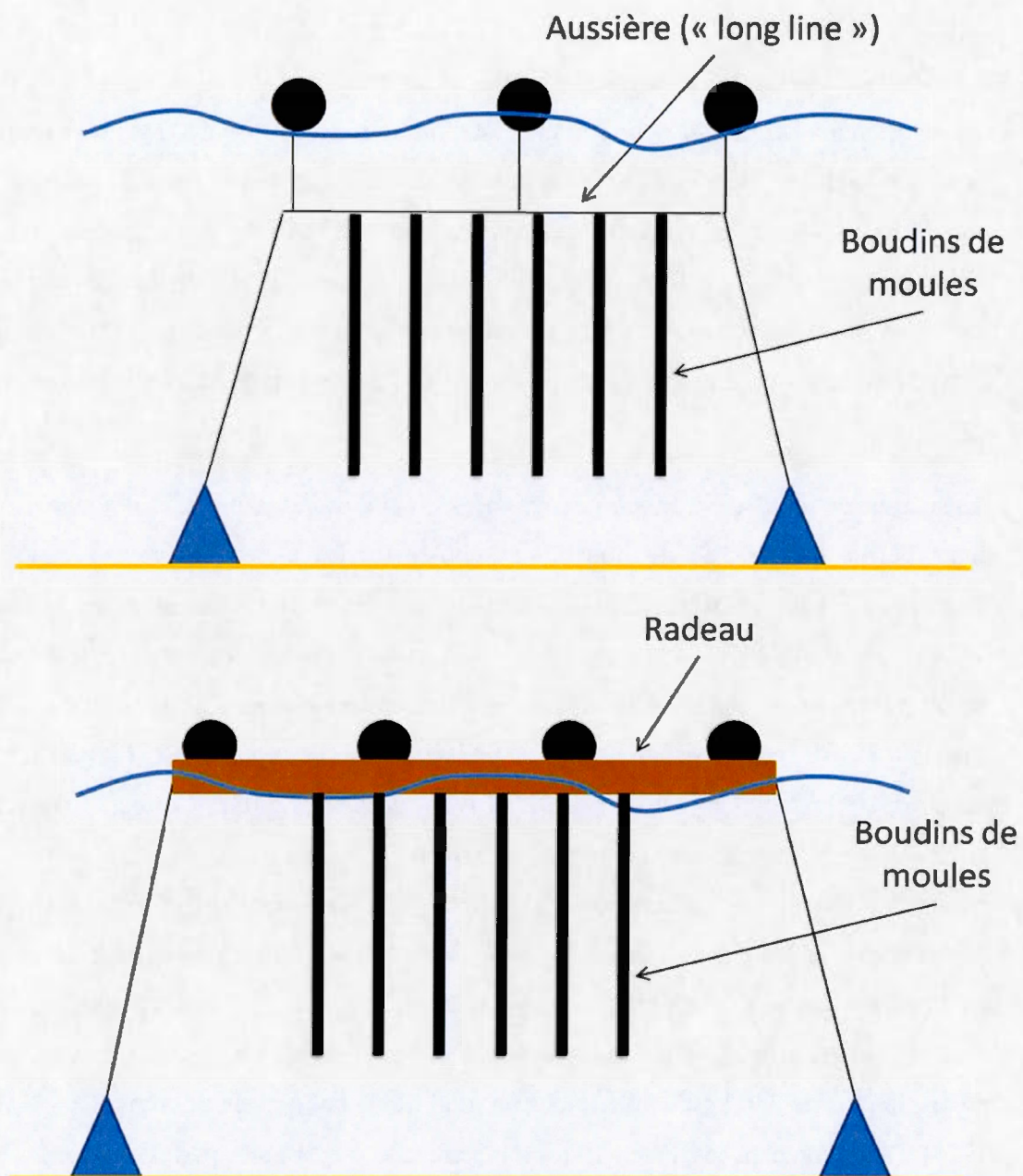


Figure 3 : Schémas des structures traditionnelles d'aquaculture de moules (filière en haut et radeau en bas). Les schémas ne sont pas à l'échelle.

Les problèmes de déprédation

Il existe de nombreux exemples d'interactions entre les humains et les oiseaux sauvages, mais un des plus importants est l'attraction des oiseaux par les cultures humaines appelée déprédation. Les problèmes de déprédation sont nombreux à travers le monde et les productions touchées sont variées (ex. baies, grains, fruits, légumes, animaux) (voir De Grazio 1978, pour une revue générale). La déprédation par les oiseaux cause souvent des pertes importantes localement et peut avoir un impact drastique sur le rendement économique de l'activité de production (De Grazio, 1978).

Ainsi, tout comme les productions agricoles, l'établissement de sites d'aquaculture peut fournir une source de nourriture supplémentaire à de nombreuses espèces d'oiseaux (Glahn et King, 2004; Glahn *et al.*, 1999; McKindsey *et al.*, 2006; McKindsey *et al.*, 2011; Schramm *et al.*, 1987). Le cas de déprédation sur une espèce aquatique le plus répandu est sûrement celui des cormorans qui s'alimentent dans les aquacultures de poisson-chat et autres piscicultures (Dorr *et al.*, 2012; Glahn et Brugger, 1995; Stickley *et al.*, 1992; Taylor et Dorr, 2003). Comparativement, différentes espèces de canards de mer peuvent entraîner d'importantes pertes de production dans l'aquaculture de moules (Dionne, 2004; Dunthorn, 1971). Ainsi, la déprédation par les eiders à duvet (*Somateria mollissima*) dans des fermes à moules en Écosse a entraîné des pertes pouvant s'élever jusqu'à 30% des stocks (Ross et Furness, 2000) et un groupe de 24 eiders à duvet a causé, toujours en Écosse, des pertes de plus de 280 kg de moules sur un total de 56 boudins en un mois (Dunthorn, 1971). De même dans les aquacultures du Québec, d'importantes pertes de production se sont déroulées au printemps 2011 à cause de la déprédation par différentes espèces de canards venues s'alimenter principalement sur les collecteurs (observations personnelles).

Cependant, le cas de déprédation des canards de mer dans les fermes à moules est quelque peu déconcertant car, contrairement à la plupart des modes de culture, la mytiliculture est effectuée dans l'habitat naturel, souvent proche de bancs de moules naturels, et en utilisant des juvéniles (naissains) sauvages (Spencer, 2002). Donc, les canards peuvent avoir le choix de s'alimenter dans des habitats de moules artificiels (les sites d'aquaculture) ou naturels (les bancs de moules subtidaux et intertidaux). Or les phénomènes de déprédation dans les aquacultures par les canards de mers sont souvent sporadiques, avec des pics d'abondance au printemps et à l'automne, et peuvent varier en intensité d'année en année (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross et Furness, 2000). Il est donc probable que l'étude des rendements énergétiques de ces deux types d'habitats, naturel et artificiel, puisse permettre de mieux comprendre les décisions d'alimentation des canards et leur abondance sporadique dans les mytilicultures. De plus, une telle étude peut éventuellement aider les producteurs de moules à prédire et réduire cette importante menace pour l'aquaculture.

Un autre élément important dans les cas de déprédation, qui n'est pas évident à faire en milieu naturel, est d'estimer précisément les pertes causées par une espèce aviaire dans une production. En effet, la plupart des méthodes d'estimation de pertes se basent uniquement sur des observations sur le terrain ou des questionnaires aux producteurs, méthodes qui peuvent donner des résultats très variables et subjectifs (Peer *et al.*, 2003). Par exemple, les estimations par échantillonnage par le gouvernement Canadien de pertes de production de maïs causées par les carouges à épaulettes étaient 59 fois supérieures aux pertes estimées par modélisation et validées par la suite par une méthode d'échantillonnage plus rigoureuse (Weatherhead *et al.*, 1982). En outre, les méthodes d'estimation effectuées directement dans le milieu peuvent omettre les pertes causées par d'autres prédateurs (étoiles de mer et crabes pour l'exemple des mytilicultures) ou perturbations environnementales (chute de moules dues aux tempêtes, courants, surpopulation) (Dunthorn, 1971; Elner, 1978; Fukuyama et Oliver, 1985; Lachance-Bernard *et al.*, 2010; Norberg et Tedengren,

1995; Smith et Jennings, 2000). Il est donc nécessaire de développer d'autres méthodes d'estimations des pertes afin de corroborer les estimations par observations directes et éventuellement prédire l'impact réel des prédateurs aviaires. Ainsi, l'utilisation de modèles de type bioénergétiques est une des méthodes envisageables (Peer *et al.*, 2003).

Une meilleure compréhension des comportements d'alimentation dans les sites de production peut aider à améliorer l'efficacité des méthodes anti-prédatrices mises en place. De nombreuses méthodes d'efficacité variable ont été développées par les aquaculteurs afin de lutter contre l'introduction d'espèces aviaires nuisibles dans les sites d'aquaculture (Curtis *et al.*, 1996; Draulans, 1987; Glahn et King, 2004; Littauer, 1990; Littauer *et al.*, 1997). Les méthodes sont généralement de deux types, les méthodes d'effarouchement (épouvantails, canons, pourchasse avec bateau, etc.) et les méthodes d'exclusion physique (filets sous ou à la surface de l'eau). Alors que les méthodes de type effarouchement ont une efficacité discutable à cause de la capacité d'habituation des oiseaux, il semblerait que l'utilisation de filets d'exclusion sous-marins placés autour des structures d'aquaculture soit la méthode la plus efficace sur le long terme pour lutter contre les canards de mer (Table 1). Cependant, bien que déjà utilisés dans plusieurs pays, peu d'éléments sont connus sur les meilleurs types de filets à utiliser pour exclure efficacement mais de façon sécuritaire les différentes espèces de canards.

Table 1 : Méthodes anti-prédatrices utilisées par des mytiliculteurs en Écosse contre les eiders à duvet et leur efficacité perçue (tableau adapté de Ross et Furness, 2000)

Méthode de dissuasion	Nb de fermes	Efficacité perçue			
		Très efficace	Effet limité	Effet pauvre	Pas indiqué
Filets d'exclusion	7	5	1	0	1
Pourchasse en bateau	12	1	6	2	3
Tirer pour tuer	4	1	1	1	1
Tirer pour effaroucher	5	0	3	2	0
Mannequin	5	0	0	3	2
Canon à gaz	5	0	3	2	0
Pyrotechnie	3	0	0	2	1
Sirènes/sons	3	0	1	2	0
Œil effaroucheur	1	0	0	0	1
Générateur de sons ultrasoniques	1	0	0	1	0

Note : plus le chiffre est faible et plus la méthode semble peu efficace

Plusieurs paramètres sont à considérer dans l'installation de filets d'exclusion autour d'aquacultures. Le filet utilisé doit exclure efficacement la ou les espèces de canards prédatrices, donc la taille de maille doit être choisie en fonction de la taille des espèces impliquées dans le problème de déprédation. De plus, l'installation de filets en milieu marin ouvert ajoute un risque non négligeable de prises accidentelles des espèces sauvages (Davies *et al.*, 2009; Hall, 1996; Žydelis *et al.*, 2009a) et le type de filet utilisé doit donc viser à réduire ce risque. Finalement, l'installation et l'entretien des filets aux sites n'est pas chose facile, et le poids ainsi que la manœuvrabilité de ceux-ci doivent être considérés dans le choix du meilleur type de filet. Ainsi, dans le dernier chapitre de cette thèse, j'ai testé différents types de filets d'exclusion dans des conditions sécuritaires de captivité, en considérant ces différents paramètres. J'ai ainsi pu observer précisément les réactions des oiseaux face à ces différents types de filet et définir les caractéristiques importantes que les aquaculteurs doivent considérer dans leur choix de filet d'exclusion.

Au fil de mes chapitres de thèse, j'ai donc utilisé nos résultats des travaux fondamentaux pour introduire de façon croissante l'aspect appliqué de la déprédation des canards de mer dans les aquacultures, permettant ainsi d'établir d'éventuelles solutions basées sur mes observations de canards de mer en captivité.

OBJECTIFS DE LA THESE

J'ai choisi de travailler sur un système proie-prédateur benthivore, la moule et l'Eider à duvet, car ce système me permettait de considérer un modèle de prédateur aux contraintes énergétiques importantes qui s'alimente d'une proie, bien qu'abondante et facilement accessible, de faible qualité énergétique. L'objectif général de la thèse était d'étudier les comportements d'alimentation, et notamment les comportements de sélection de proies, des canards de mer s'alimentant de moules aux qualités variables et de définir les implications de tels comportements pour les habitats naturels (zone intertidale) et les sites d'aquaculture. Ce projet s'appuyait sur la théorie de la quête alimentaire pour répondre à des questions qui progressivement se précisaient sur un sujet appliqué à l'aquaculture.

L'ensemble de cette thèse est basé sur des expériences faites en captivité, dans des bassins situés à l'Institut Maurice Lamontagne, Pêches et Océans Canada, toujours sur les mêmes individus. Les expériences en captivité me permettaient d'observer de façon détaillée les comportements d'alimentation en plongée des eiders, ce qui est très difficile à faire en milieu naturel. J'ai ainsi pu distinguer le temps passé réellement à s'alimenter sous l'eau et quantifier les taux d'acquisition en moules de différentes qualités. De plus, j'ai pu maintenir constant ou contrôler différents facteurs (profondeur, température, absence d'autres prédateurs, etc.) afin d'isoler et faire varier uniquement les paramètres liés à l'ingestion et la digestion des canards (type de moules, abondance, etc.). En plus des bassins d'eau de mer filtrée utilisés

pour les expériences et le maintien des canards, j'ai eu accès à différents types de bassins approvisionnés en partie en eau de mer brute pour le stockage et la préparation des moules utilisées lors des expériences. Grâce à ces bassins, j'ai pu garder les moules vivantes et obtenir un attachement naturel autant sur des substrats rocheux, recréant le substrat des zones intertidales, que sur des boudins d'aquaculture. Ainsi l'ensemble des installations de l'Institut Maurice Lamontagne, uniques en Amérique du Nord, m'ont permis d'aller plus loin dans l'étude des comportements d'alimentation des canards de mer sur les moules.

Dans le chapitre I de cette thèse, l'objectif était d'établir les courbes de réponses fonctionnelles pour la situation d'un prédateur basant son alimentation sur des proies accessibles mais de mauvaise qualité énergétique. Pour cela, j'ai présenté aux eiders à duvet des moules intertidales de même taille, gardant ainsi la qualité des proies constante, mais à des densités variables, mimant les densités trouvées dans les milieux naturels. J'ai ainsi pu tester l'hypothèse que les taux d'acquisition de ces prédateurs ne variaient pas suivant la densité des proies, et notamment que ceux-ci restaient élevés même à de faibles densités de proies. J'ai aussi fait varier l'attachement des moules car j'ai supposé que ce paramètre pouvait avoir une influence sur les taux d'acquisition bruts des canards.

Les chapitres II et III portent essentiellement sur les comportements de sélection de proie de ces prédateurs. En effet, dans le chapitre II, l'objectif était d'observer les comportements de sélection des eiders captifs ainsi que les conséquences sur leur taux d'acquisition en moules lorsque que la qualité des moules présentées variait, i.e. différentes tailles ou différentes provenances (intertidal vs aquaculture). Je m'attendais à ce que les individus soient capables de sélectionner les meilleures qualités de moules, et que cela leur permettent de meilleurs taux bruts d'acquisition d'énergie.

Dans le chapitre III, l'objectif était de mettre en évidence l'effet de différentes qualités de moules sur les processus de digestion des oiseaux. En donnant différentes qualités de moules aux eiders captifs (différentes tailles ou provenances), je m'attendais à ce que les moules de meilleures qualités, préférées dans le chapitre II, permettent d'améliorer les processus de digestion, i.e. temps de digestion plus court et/ou meilleure efficacité de digestion. Ces deux chapitres montrent que l'alimentation sur les moules d'aquaculture possède d'importants avantages pour les canards de mer et les deux chapitres suivants sont donc plus appliqués à la problématique de prédation dans les aquacultures.

Dans le chapitre IV, un des objectifs était de quantifier les pertes directes causées par les canards s'alimentant sur des collecteurs de moules. Je me suis plus précisément intéressée à dissocier les pertes causées par l'ingestion réelle des canards des pertes causées par le détachement des moules lors de l'alimentation de l'individu sur le boudin. J'ai pu ainsi établir des estimations d'impacts que peuvent avoir les oiseaux dans les fermes à moules. Un autre objectif était de développer un modèle énergétique afin de produire des estimations de rendements énergétiques nets pour les canards de mer s'alimentant dans différents habitats, de type artificiel et naturel, recréés expérimentalement. Sachant que l'alimentation sur les moules d'aquaculture possède d'importants avantages pour les canards de mer, je m'attendais à ce que le rendement énergétique net des boudins de moules soit plus élevé que celui de bancs de moules intertidales. De plus, j'ai les résultats de ce chapitre m'ont permis de discuter l'abondance sporadique des canards de mer dans les aquacultures en comparant les rendements énergétiques de ces différents habitats de moules.

Finalement, dans le chapitre V, je me suis intéressée à la méthode la plus efficace pour réduire sur le long terme les impacts des canards de mer dans les fermes, les filets d'exclusion sous-marins. L'objectif était de tester plusieurs types de filets d'exclusion afin de mettre en lumière les caractéristiques permettant à la fois une

exclusion efficaces des oiseaux, une manœuvrabilité suffisante par les producteurs et une limitation maximale des risques de prises accidentelles des canards dans les filets.

L'ensemble de ces objectifs m'a permis d'approfondir des connaissances théoriques sur la sélection de proie en utilisant des méthodes empiriques sur un groupe de prédateurs aux contraintes énergétiques importantes qui s'alimentent d'une proie abondante mais de faible qualité énergétique. J'ai ensuite appliqué ces connaissances dans la lutte d'une problématique mondiale importante pour l'agriculture et l'aquaculture : la déprédation.

CHAPITRE I

FUNCTIONAL RESPONSE CURVES OF AVIAN MOLLUSCIVORES: HIGH INTAKE RATES MAINTAINED EVEN AT LOW PREY DENSITY

Elisabeth Varennes¹, John C. Bonardelli², Sveinn A. Hanssen³, Magella Guillemette¹

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

² Norwegian Institute for Nature Research, Fram Centre, Norway

³ Shellfish Solutions AS, Norway

Varennes, E., et al. (2015). Functional response curves of avian molluscivores: high intake rates are maintained even at low prey density. *Marine Ecology - Progress Series*, 526, 207-212.

RÉSUMÉ

Malgré son faible contenu énergétique, la Moule bleue (*Mytilus edulis*) est une proie importante pour plusieurs espèces de canards de mer. Cependant, ces canards doivent ingérer de grandes quantités de nourriture afin de combler leurs besoins énergétiques. Dans cette étude, nous avons établi des courbes de réponse fonctionnelle pour la plus grande espèce de canard de mer molluscivore, l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), grâce à des mesures de taux d'acquisition en proies d'individus captifs s'alimentant de moules à différentes densités et forces d'attachement. Nous avons estimé un taux d'acquisition moyen maximum de 45 proies.min⁻¹, ce qui est relativement élevé comparé à d'autres types de proies. Cependant, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la densité en proie et de la force d'attachement sur les taux d'acquisition, indiquant que les eiders peuvent maintenir des taux d'acquisition maximum même à de faibles densités. Ces résultats peuvent expliquer les importants phénomènes d'épuisement de bancs de moules observés dans le milieu naturel ainsi que les impacts négatifs que les canards de mer peuvent avoir dans les aquacultures de moules.

ABSTRACT

Despite its low energy density, the Blue mussel *Mytilus edulis* is a regular prey of various sea duck species. As a result, sea ducks must ingest large quantities of mussels to meet their energy requirements. In this study, we modeled the functional response curve for a large avian molluscivore, the Common eider *Somateria mollissima*, by measuring intake rates of captive individuals foraging in diving tanks under different mussel densities and at different attachment strengths. We estimated the mean maximum intake rate to be 45 prey min^{-1} (with a mean bottom time \pm SD of $5.034 \pm 3.793 \text{ s}$), which is relatively high compared to intake rates of other diving duck species and prey types. However, we found no significant effects of density and attachment strength on intake rates, indicating that eiders can maintain maximum intake rates even at low mussel densities. These results could explain the depletion of mussel beds sometimes observed in the wild, as well as the large negative impact that sea ducks may have in aquaculture farms.

1.1 INTRODUCTION

Natural variation in prey abundance has a pervasive influence on the foraging behavior of a predator, leading to consequences for both predator and prey. For example, prey density affects a predator's intake rate, which is described by the functional response. The most commonly applied functional response is the type II, whereby intake rate increases with prey density up to an asymptote where the individual is limited by handling time. At lower densities, predator intake rate is limited by the prey encounter rate, increasing the search time when prey is scarce (Goss-Custard *et al.*, 2006; Stephens and Krebs, 1986).

Predation pressure may in turn lead to prey depletion. According to the marginal value theorem, predators are expected to leave a patch and go to a new one when their intake rate drops below the average for all patches (Charnov, 1976b). Thus at some point, leaving the foraging patch may be more beneficial than staying in, and this feedback mechanism can prevent complete depletion of a foraging habitat. However, this theoretical framework depends on the predator's intake rate decreasing with decreasing prey density. This phenomenon is expected to be particularly pronounced for scarce prey that is difficult to find or to catch (e.g. highly mobile, buried or cryptic prey) (Gendron and Staddon, 1983; Seitz *et al.*, 2001). However, the extent to which this relationship holds true for abundant, highly detectable, and easily caught prey is unknown. Indeed, for such prey, the search and capture time should be negligible even at low densities, and have little or no impact on predator encounter rates. Hence, when foraging on this type of prey, a predator could cause complete prey depletion.

To avoid energy shortfalls, predators that forage on low quality food have to maintain elevated intake rates. High density epibenthic organisms with low energy content, such as sea stars, urchins, or mussels are often abundant on sea floors. These animals are generally attached or move slowly, and hence are easily found by aquatic predators. However, such prey has often developed passive protection against

predation (e.g. shells, spines), making the handling or digestion of prey costly processes for benthivorous predators. Among epibenthic organisms, Mytilidae spp. are often abundant species in intertidal and subtidal zones of rocky coasts, and can occur in very high densities in large beds (up to 2.6 ha in the Mingan Archipelago in the northern Gulf of St. Lawrence, Quebec, Canada) (Gosling, 2003; Guillemette *et al.*, 1996). Due to their high densities and broad distribution, mussels are important for many predators. Most predators (e.g. crabs, oystercatchers *Haematopus* spp., cichlids, sea stars) crush or open the shell to ingest only the flesh (Elner, 1978; Hoogerhoud, 1986). But some predatory birds, such as the red knot *Calidris canutus* and molluscivorous diving duck species (eiders, scoters *Melanitta* spp., long-tailed duck *Clangula hyemalis*, goldeneyes *Bucephala* spp., scaups and other diving ducks *Aythya* spp.) ingest the mussel whole and crush it with their powerful gizzard (De Leeuw, 1999; Dekinga *et al.*, 2001; Guillemette, 1994).

Most species of sea ducks are benthivorous, and mussels are among their most consumed prey (Cottam, 1939; Ouellet *et al.*, 2013), for example composing up to 60% of the total diet of Common eiders *Somateria mollissima* in the Wadden Sea (Laursen *et al.*, 2009; Perry *et al.*, 2007). As sea ducks must dive to reach their prey and ingest their prey whole, large amounts of food are needed daily to achieve energy balance (Guillemette *et al.*, 1992).

Due to the abundance and availability of mussels, we assume that the search time of sea ducks for mussels, once a mussel bed is found, is very low, leading us to hypothesize that maximum intake rates may be maintained even at low densities. Also, because mussels are attached to their substrate, the ability of sea ducks to detach each mussel could affect handling time of this prey. Thus, we also predict that the attachment strength of mussels could have an impact on intake rates, leading to different functional response curves for mussels attached or unattached to the substrate. To test these hypotheses, we conducted experiments in captivity to study underwater sea duck foraging behavior, which is very difficult to study in the field.

Moreover, captive conditions allowed for better control of factors such as water depth and temperature, and prey size, density and attachment strength.

1.2 METHODS

Hand-raised, captive Common eiders *Somateria mollissima*, 3 females and 2 males, were used for this experiment. Their mean mass (\pm SD) during this experiment was 1671 ± 129 g. They had been kept since February 2012 at the Maurice Lamontagne Institute (MLI), Fisheries and Oceans Canada, in an isolated room with 2 fiberglass tanks supplied with filtered sea water from the St. Lawrence Estuary, and had previously been used for other foraging experiments (chapter V). Water temperature and salinity in tanks followed natural variation in the Estuary (approximate temperature range: -1.3 to 11.9°C ; approximate salinity range: 23.8 to 29.9‰). Full-spectrum artificial light followed the natural photoperiod, and room temperature was maintained between 15 and 19°C . Each tank had a pool (4 m wide \times 6 m long \times 1.3 m deep) and a loafing platform (1 \times 4 m) covered by rubber and plastic mesh mats. One tank was a holding tank where birds were kept when they were not involved in an experiment. Birds had ad libitum access to pelleted food and fresh water, as well as some live mussels thrown daily onto the bottom of the tank to stimulate diving behavior. The other tank, the experimental tank, was equipped with 2 above-water video cameras and 1 underwater video camera to record underwater foraging behaviors. Each bird was generally kept for 2 to 3 days in the experimental tank for this experiment.

The intertidal mussels used in this experiment were harvested at low tide during fall 2012 in the intertidal zone at Metis Point on the South shore of the Saint Lawrence Estuary (Quebec, Canada), 12.7 km east of the MLI. Mussels were then stocked in

small tanks supplied with raw sea water from the Estuary, until the experiment was conducted from March to May 2013.

During each experimental session, a known number of mussels was presented to the bird on a single slate tile (25 × 25 cm). Eight densities were tested (Table 2) with 2 tiles per density, one tile with mussels naturally attached to the tiles, and the other with mussels unattached. Naturally attached mussels were put on the tile in raw sea water at least 1 week before the experiment (Lee *et al.*, 1990). We did not measure mussel attachment during this experiment, but attachment strength measurements on similar tiles and similar experimental conditions have been done elsewhere (unpubl. data). In these measurements, mussels of different sizes were put together on similar tiles and attachment strength was randomly recorded every 2 days for 35 days, using a dynamometer (Quantrol by Dillon, AFG 250N) fixed on a tripod allowing for vertical pulling (Lachance *et al.*, 2008). According to these measurements, attachment strength of intertidal mussels of 15 to 25 mm ranged from 0.20 to 3.00 N (with $n = 186$). All mussels used in the experiment had a shell length of 15 to 25 mm. Each of the 5 birds was presented with all mussel treatments, for a total of 16 tiles per bird. Treatment order was determined randomly.

Table 2 : Densities* presented to five captive Common eiders

Density level	Mussel per tile	Density per m ²
1	10	160
2	15	240
3	22	352
4	44	704
5	100	1600
6	180	2880
7	281	4496
8	350	5600

* Densities are number of mussels per tile and equivalent number of mussels m⁻²
 For each density, one tile had attached mussels and the other had mussels unattached.

All experimental sessions were done with 1 bird at a time in the experimental tank to measure individual intake rates. However, to reduce stress and encourage the bird to dive, a female-like decoy duck was placed on the surface of the experimental tank with the tested bird. The tested bird was put in the experimental tank at least one day before the experiment. It had ad libitum access to food and fresh water during this habituation period. Pelleted food was removed about 12 h before the start of each experimental session, to motivate the bird to dive during the experiment. Tiles were placed in a wooden tray (0.6 m wide × 1.1 m long × 7.6 cm deep) and put at the bottom of the tank with a pulley system. Birds were accustomed to the set-up and procedure before the experiment. All experimental session durations were adjusted to avoid excessive decrease in abundance (more than 10 to 20 %) from original prey densities. Moreover, the number of experimental sessions each day was adjusted to prevent bird satiation. The experimental protocol was approved by the Canadian Council on Animal Care (CPA-38-09-70-R2). At the end of a session, tiles were recovered and remaining mussels were counted. The number of mussels eaten for

each density was then estimated by subtracting the number of remaining mussels from the initial number of mussels.

Minimum and maximum limits for our tested densities were set by experimental restrictions. The maximum limit was set by the maximum number of mussels that could fit on a single tile, without stacking too many mussels and creating oxygen depletion problems for the covered mussels in the clump. The minimum limit was set by the need to avoid total ingestion of all mussels so that ingestion rates could be estimated correctly. This minimum density was 10 mussels per tile (equivalent to 160 mussels m^{-2}). Moreover, our tested densities corresponded to the range normally found in the intertidal zone (É. Varennes pers. obs. ; (Cusson and Bourget, 2005; Kirk *et al.*, 2007), which generally range between 1000 and 30000 mussels m^{-2} and rarely fall below 300 mussels m^{-2} .

All experimental sessions were analyzed by the same observer (É. Varennes) with the behavioral recording software JWatcher V1.0. A foraging cycle in sea ducks is composed of a feeding bout separated by a long resting period (Guillemette *et al.*, 1992). Each feeding bout corresponds to a succession of dives for which the duration is the sum of the travel time, bottom time, and a short pause before resuming diving (Guillemette *et al.*, 1992). Our camera installation allowed us to record, for each experimental session, the travel time, bottom time (inside and outside the tile), and surface time between dives and between feeding bouts. For our analysis of intake rates, we used the bottom time spent on the tile, corresponding to the duration of time birds spent actually ingesting prey.

Intake rates, i.e. the number of mussels ingested per minute of bottom time (*IR*, no. min^{-1}), were analyzed using 2 methods. In the first method, *IR* were expressed according to prey density (*DENSITY*, no. m^{-2}) with the Michaelis-Menten equation:

$$IR = a \times DENSITY / (b + DENSITY)$$

where a corresponds to the maximum intake rate (asymptote) and b , the search time coefficient corresponds to the intake rate at $a/2$ (Lovvorn and Gillingham, 1996). Coefficients a and b were calculated with non-least square estimation (function `nlsList` in the `nlme` package in R, (Pinheiro *et al.*, 2013)).

In the second method, intake rates were log transformed and compared between mussel densities and attachment conditions with repeated measures ANCOVA including bird identity as a random factor. All statistical analyses were performed with R v.2.15.0 (R Development Core Team, 2013). All p-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level. Conditions of normality and homogeneity of variance were tested graphically and with the Shapiro-Wilk normality test and Bartlett test of homogeneity of variances.

1.3 RESULTS

For the general foraging behavior, mean dive duration \pm SD was 7.6 ± 4.9 s, with a mean descent time of 1.2 ± 0.7 s, a mean ascent time of 1.4 ± 0.8 s, and a mean bottom time of 5.0 ± 3.8 s. The mean surface pause duration was 5.7 ± 7.9 min, but, because we did not record the duration of each surface pause, this value was estimated by dividing the total surface duration in each experimental session by the number of dives. The mean maximum intake rate was 45 ± 21 mussels.min⁻¹ bottom time (corresponding to 0.75 ± 0.36 mussels. s⁻¹ bottom time).

We estimated the a and b coefficients by fitting intake rates to the Michaelis-Menten equation for attached or non-attached mussels (Figure 4). The a coefficient estimates were significant, but that was not the case for the b coefficient estimates.

Intake rates did not vary significantly with prey density ($F_{1,72} = 1.115$, $p = 0.295$), mussel attachment ($F_{1,72} = 0.019$, $p = 0.892$), or their interaction ($F_{1,72} = 0.193$, $p = 0.662$).

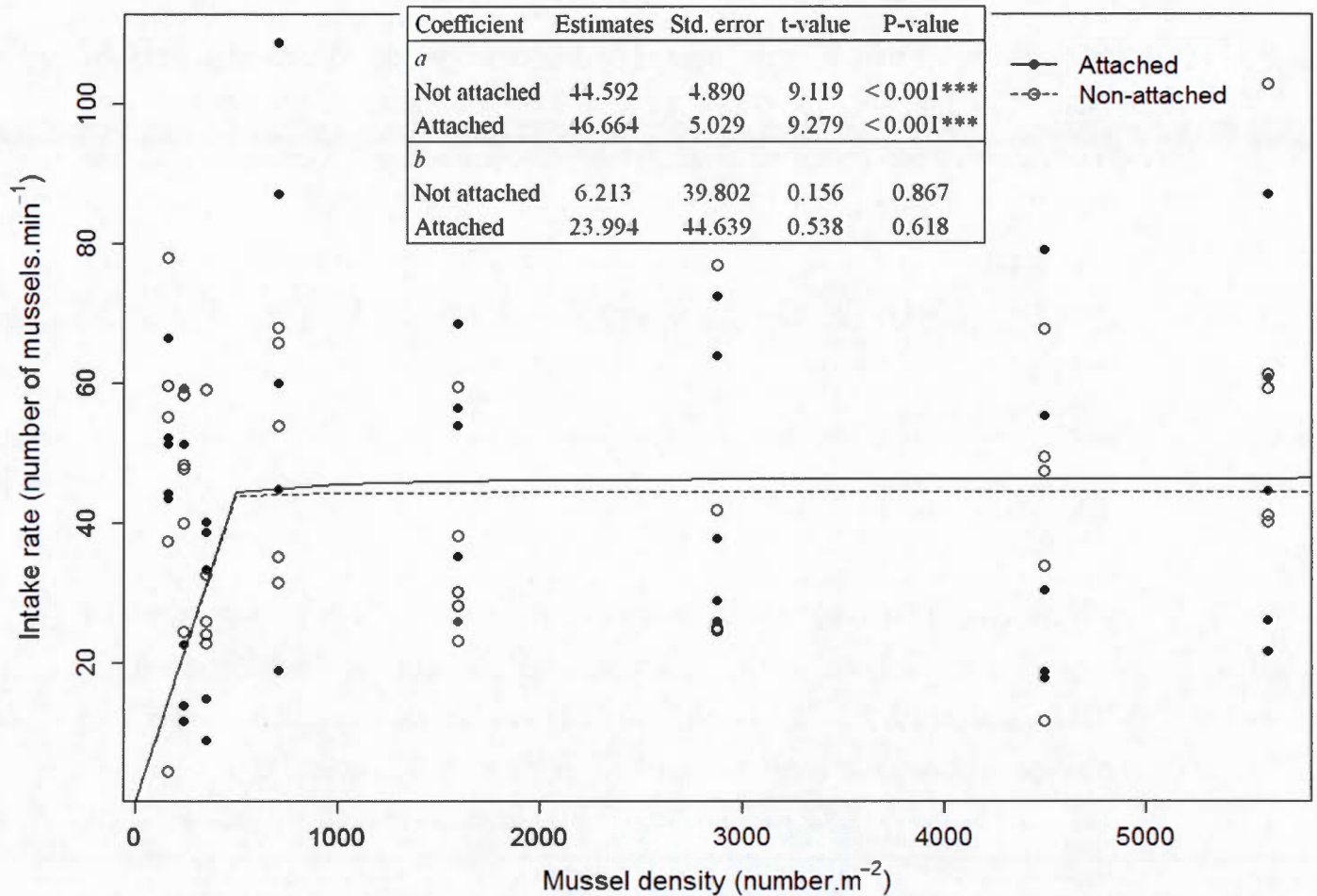


Figure 4 : Intake rates according to prey densities when mussels are attached to the tile or non-attached

1.4 DISCUSSION

We established functional response curves for Common eiders (large benthivorous sea ducks), foraging on attached and non-attached mussels at varying densities. We did not find any effect of density or attachment on eider intake rates. The absence of density effect confirmed our hypothesis that intake rates of sea ducks foraging on highly detectable and accessible mussels may not decrease appreciably with prey depletion. Moreover, results indicate that attachment strength of mussels does not seem to affect sea duck intake rates.

Intake rates in our experiment increased very rapidly at what we consider low densities, probably reaching the asymptote at densities lower than 160 mussels m^{-2} . This minimum tested density is lower than densities of Mytilidae normally found in intertidal, infralittoral, and subtidal zones, or in aquaculture sites (Cusson and Bourget, 2005; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999; Kirk *et al.*, 2007). Moreover, this minimal density is close to minimal densities of benthic prey tested in other studies on functional responses of birds. Indeed, even though de Leeuw (1999) established functional responses for very low benthic prey densities (equivalent to 5 prey m^{-2}), others studies used comparative minimal densities (50 to 200 prey m^{-2}) (Beauchamp, 2009; Goss-Custard *et al.*, 2006; Richman and Lovvorn, 2003). Thus, sea ducks should be able to maintain their maximum intake rate in all mussel habitats they are known to forage in, and prey depletion should not affect their intake rates, at least for densities above 160 mussels. m^{-2} minimum limit. This result might explain the ability of Common eiders or other sea ducks to largely deplete prey patches composed of mussels or other easily detectable prey (Guillemette *et al.*, 1996). For instance, Guillemette & Larsen (2002) estimated the biomass of *Spisula* at the beginning and end of winter as well as predation rates. They found that Common eiders were capable of completely depleting *Spisula* although they could not eliminate the role of other predators (Guillemette and Larsen, 2002). Similarly, in the

field and in experiments, sea ducks are able to completely deplete mussels on collector ropes in mussel farms (chapter IV), leading to critical depredation problems for aquaculture in several countries (Ross and Furness, 2000).

The absence of a negative effect of decreasing prey densities on intake rates has also been found in other prey-predator systems: diving greater scaup foraging on zebra mussels (De Leeuw, 1999), various shorebirds eating macro-invertebrates (Goss-Custard *et al.*, 2006), and geese foraging on grass (Durant *et al.*, 2003; Van Der Graaf *et al.*, 2006). In all these examples, prey was abundant and easily accessible, supporting the hypothesis that intake rates of predators foraging on highly detectable and accessible prey does not decrease easily with prey density, allowing large prey depletion. In contrast, decreasing prey densities had a negative effect on intake rates of lesser scaup and white-winged scoters foraging on clams buried at different depths, showing the impact of searching on predators' intake rates at low prey densities when prey is less accessible (Richman and Lovvorn, 2003).

We did not find any effect of attached versus non-attached mussel on the eiders' intake rates, whatever the density, as found in some other studies (De Leeuw, 1999; Draulans, 1982). De Leeuw (1999) observed no difference in apparent intake rates of tufted ducks foraging on 'moderate clumps' and 'unattached mussels', but there was a significant difference for scaups. Moreover, apparent intake rates did decrease at strong mussel attachment for both duck species (de Leeuw 1999). Depending on mussel size, reproductive condition or environmental factors, mussel attachment strength may range from 1 to 20 N (Kirk *et al.*, 2007). In our experimental set up, we measured maximal mussel attachment strength no higher than 3 N. This low attachment strength may be explained either by the small size of mussels used (20 mm), or experimental conditions that did not properly recreate environmental conditions leading to stronger mussel attachment.

Maximum intake rate in our experiment was about 45 mussels.min⁻¹ bottom time. This value is consistent with measurements or estimates of intake rates of diving ducks foraging on mussels in other studies (De Leeuw, 1999; Guillemette, 1994). For example, De Leeuw (1999) measured maximum intake rates of 27g mussel wet mass.min⁻¹ for scaup and 21 g mussel wet mass.min⁻¹ for tufted ducks. Taking 0.644 g as the total wet mass of an intertidal mussel of 15 to 25 mm (unpubl. data); we found a similar maximum intake rate of 28 g wet mass.min⁻¹.

Intake rates of diving ducks foraging on mussels may vary with mussel size due to different handling times for different sizes. For example, tufted ducks handled large freshwater mussels individually, often manipulating prey at the surface, while small mussels were rapidly ingested by suction-feeding (De Leeuw and Van Eerden, 1992). In our experiment, small mussels were ingested mainly underwater, with little handling at the surface. These different feeding modes can lead to large differences in intake rates depending on mussel size. In our experiment, we used mussels of about 20 mm length because it is the size generally found to be preferred by eiders (Bustnes, 1998; Bustnes and Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996). However, some other studies have shown a preference of eiders for larger mussels (Hamilton *et al.*, 1999; Nehls, 2001). Interestingly, Hamilton *et al.* (1999) showed that prey size selection of eiders changed throughout the year, with a general preference for small mussels (10 to 20 mm), except in winter when larger mussels were preferred (30 to 40 mm). Mussel quality seems to change with season (see General conclusion), which may influence sea duck prey selection. But further studies are needed to differentiate intake rates of eiders for different mussel sizes and to better understand size preference variations in sea ducks.

Having shown that sea ducks can maintain high intake rates at densities that are low for mussel habitats, we can speculate on how quickly a flock can deplete a hypothetical intertidal habitat using intake rates measured in controlled conditions. It would take about 3.5 days (with 6 h spent feeding per day) for a flock of 100 eiders to

deplete a 2 ha mussel bed with a density of 300 mussels.m⁻². Likewise, it would take a little less than 1 week (6 days with 6h spent feeding per day) for a flock of 2 000 eiders to deplete the same surface area (2 ha) at a density of 10 000 mussels.m⁻². Thus, it would not take much time for a typical flock of 100 to 2000 eiders (Guillemette *et al.*, 1993) to deplete a mussel habitat at the intake rates found in this experiment.

Hypothetically, rapid depletion coupled with rapid regeneration of mussel populations might help to equalize and maintain foraging habitats with small preferred prey, and thus reduce sea ducks' search time for food patches. Hence, instead of creating a shortfall, large mussel depletion by sea ducks might have quite the opposite effect by ensuring a replenished foraging habitat of mostly highly suitable small prey in time for the next visit.

CHAPITRE II

A LARGE MOLLUSCIVORE BIRD (COMMON EIDER, *SOMATERIA MOLLISSIMA*) IS ABLE TO DISCRIMINATE QUALITY OF BLUE MUSSELS (*MYTILUS EDULIS*) BASED ON SIZE AND PROVENANCE

Elisabeth Varennes¹, John C. Bonardelli², Sveinn A. Hanssen³, Magella Guillemette¹

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

² Norwegian Institute for Nature Research, Fram Centre, Norway

³ Shellfish Solutions AS, Norway

Varennes, E., et al. (2015). A large molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*) is able to discriminate quality of Blue mussels (*Mytilus edulis*) based on size and provenance. *Canadian Journal of Zoology*, 93(8), 655-663.

RÉSUMÉ

Les oiseaux molluscivores s'alimentent de proies abondantes mais de faible qualité et doivent donc ingérer de grandes quantités de nourriture pour atteindre leur équilibre énergétique. Une telle stratégie est souvent associée à d'importantes contraintes digestives qui peuvent limiter l'ingestion de nourriture des prédateurs. Ces derniers peuvent alors essayer de sélectionner les individus de meilleure qualité parmi la population de qualité généralement médiocre. En utilisant des eiders à duvet (*Somateria mollissima*) dans des expériences de plongée en captivité, nous avons été capable d'examiner leur préférences pour des moules bleues (*Mytilus edulis*) de qualité variable (différentes tailles ou provenances). De plus, nous avons étudié les conséquences que la sélection de proies pouvait avoir sur les taux d'acquisition en énergie relativement à la masse de chair et de coquille des moules. Les eiders ont montré une préférence pour les moules de 10-20 mm et ont été capables de différencier et préférer les moules d'aquaculture aux moules intertidales. Les comportements de sélection de proies ont permit, dans certaines conditions de distribution de taille, d'augmenter les taux d'acquisition en chair et en énergie sans nécessairement augmenter l'ingestion de coquille. De plus, cette étude confirme l'avantage énergétique que les canards de mer ont à s'alimenter dans les sites de mytiliculture, et permet d'expliquer les importantes déprédations causées par ces espèces sur les moules de tailles préférées.

ABSTRACT

Molluscivore birds that forage on abundant but low quality food have to ingest large quantities of food to achieve energy balance. Such a strategy is often associated with important digestive constraints limiting predator's ingestion. These predators may thus use prey selection in order to ingest better quality individuals among a generally low quality prey population. Using captive Common eiders (*Somateria mollissima*) diving in a constant environment, we were able to examine their preferences for Blue mussels (*Mytilus edulis*) of varying qualities (different sizes or provenances). In addition, we studied the consequences prey selection had on eiders' energy intake rates and ingestion of flesh and shell material. Eiders selected 10-20 mm mussels and were able to discriminate and select cultivated mussels over intertidal mussels. Prey selection allowed, in certain conditions of prey-size abundance, higher flesh and energy intake rates without increasing ingestion of shell material. This study confirmed the energetic advantage sea ducks have when foraging in aquaculture sites, explaining large depredation of preferred mussel sizes.

2.1 INTRODUCTION

The amount of energy spent by an animal during a given time period must be matched by a similar amount of energy assimilated if it wants to achieve energy balance. In some cases, achieving energy balance may be a challenge (e.g. migrating, breeding or wintering animals; (Anderson and Lovvorn, 2011; Evans, 1976; Guillemette, 2001; Lindstrom *et al.*, 1999; Nolet and Klaassen, 2005; Oosterhuis and Van Dijk, 2002; Parker and Holm, 1990) but various options are possible to increase energy gain: (1) increasing intake rates by foraging in habitats of high prey densities; (2) increasing the time spent feeding; or (3) feeding on a high quality prey. The first option is a good strategy when food is plentiful and when intake rate increases with prey density (Cruz-Rivera and Hay, 2000). The second option is of limited value, because it might be associated with an increase in daily energy expenditure as supplementary locomotion costs would add to the energy budget or, alternatively, when foraging is constrained by time (e.g. low tide in intertidal habitats or reduced daylight in winter) (Alerstam *et al.*, 1992; Guillemette, 1998; Heath and Gilchrist, 2010; Heath *et al.*, 2010; Systad *et al.*, 2000). The third option, the selection of better quality prey, is most probably the best in all circumstances (Stephens and Krebs, 1986). However, selecting for high quality is often associated with extra time in the searching and sampling process, and may require special cognitive abilities to differentiate between varying prey qualities (Krebs *et al.*, 1977; Morand-Ferron *et al.*, 2011). If so, then the reward of prey selection should be high enough to compensate for these costs.

Predators that forage on abundant, but low quality prey, have to ingest a large quantity of food to achieve energy balance (Belovsky, 1986; Cruz-Rivera and Hay, 2000; Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013). This strategy ensures high encounter rates and minimal searching time but, because high intake rates of poor energy food may lead to a digestive bottleneck, this strategy may slow the foraging

process. Hence, these predators may include prey selection in order to select better quality individuals among a generally low quality prey population.

Some sea ducks have specialized on mollusks and especially on mussels (Cottam, 1939; Ouellet *et al.*, 2013). However, because mussels are sessile, they have very low energetic density (Ouellet *et al.*, 2013) and have developed passive protection against predation (shells) (Smith and Jennings, 2000). Mussels are one of the lowest quality items in a molluscivore's diet (Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013), especially for the few predators (some shorebirds, scaups and sea ducks) that ingest mussels whole and crush the exoskeleton with their powerful gizzard (Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013; Piersma *et al.*, 1993). Therefore, the foraging strategy of sea ducks leads to elevated costs, requiring a large amount of mussels daily, in order to fulfil their energy requirements (Lovvorn, 1994). In addition, mussel quality can vary according to numerous factors, most notably, reproductive condition, size and habitat (Kirk *et al.*, 2007). Sea ducks, when exposed to a multitude of opportunities within their range, may enhance their selective ability in order to increase their foraging profitability.

According to the prey-choice model, when the abundance of the preferred prey is decreasing, the searching time increases rapidly, and predator selection for its prey should fade until it disappears, leaving the predator ingesting prey opportunistically (Krebs *et al.*, 1977). When prey size is considered, the quantity of the different sizes can be expressed in density or biomass, raising the question about the best metric for assessing prey abundance. Indeed, density of small prey can be equivalent to that of large prey, but the total biomass of the former will be much lower, due to the allometric relation of body mass to size. In the same way, biomass of small prey can be equivalent to that of large prey, but the total density of the former will be much higher. However, prey size selection studies often use only prey density to characterise prey abundance (Barnard and Brown, 1981; Bustnes and Erikstad, 1990; Quinney and Ankney, 1985). In this study, we considered both metrics by presenting

different mussel sizes, either with similar density or similar biomass, to evaluate what consequences these two conditions had on mussel size selection and intake rates of sea ducks.

Sea ducks forage in wild intertidal and subtidal mussel beds (Guillemette and Larsen, 2002; Guillemette *et al.*, 1996; Larsen and Guillemette, 2007), but they are also known to sporadically forage in mussel aquaculture farms, leading to severe loss problems for owners (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Price and Nickum, 1995; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). However, it is not known if sea ducks are actually able to distinguish and select cultivated mussels over intertidal mussels. Indeed, while it has been demonstrated that eiders were able to distinguish between subtidal and intertidal mussels (Bustnes, 1998), a comparison between cultivated and wild intertidal mussels has never been done. Hence we conducted another experiment where both mussel types (intertidal vs cultivated) were concurrently presented with a controlled detectability.

Captive Common eiders (*Somateria mollissima*) were maintained in a constant environment to control for prey quality and abundance. We examined their underwater foraging behaviours in order to test if eiders selected mussels that varied in quality, according to size (length) or provenance (intertidal vs aquaculture). Moreover, we studied the possible consequences that prey selection could have on eiders' intake rates of mussels (flesh and shell) and on estimated energy-intake rates.

2.2 METHODS

2.2.1 Experimental conditions

Seven captive eiders, five females and two males, provided by a poultry farmer from Alma (Québec, Canada), were used for these experiments. They were hand-raised

from eggs and were in their third winter during the experiment. Their mean mass (\pm SD) during the experiment was $1\,844 \pm 192$ g. Captive eiders were kept at the Maurice Lamontagne Institute (MLI), Fisheries and Oceans Canada, and were previously used for another experiment (chapter V). They were kept in an isolated and adapted room with two fibreglass tanks supplied with filtered sea water pumped from the St. Lawrence Estuary. Water temperature and salinity in tanks followed the natural variation of the Estuary (approximate temperature range: -1.3 to 11.9°C ; approximate salinity range: 23.8 to 29.9‰). Full-spectrum artificial light followed the natural photoperiod, and room temperature was maintained between 15 and 19°C . Each tank comprised two sections: a pool (4 m wide \times 6 m long \times 1.3 m deep) and a loafing platform (1 \times 4 m) covered by rubber and plastic mesh mats. One tank was a holding tank where birds were kept when they were not involved in an experiment. Birds had *ad libitum* access to pelleted food and fresh water, as well as some live mussels thrown daily at the bottom of the tank to stimulate their diving behaviour. The experimental tank was equipped with two above-water video cameras and one underwater video camera to record underwater foraging behaviors. Each bird was generally kept 3 to 6 days in the experimental tank for this experiment. The experimental protocol was done in compliance with the principles of the Guide to Care and Use of Laboratory Animals and approved by the Canadian Council on Animal Care of the University of Quebec at Rimouski and of the MLI (CPA 52-13-115).

2.2.2 Mussel preparation

Wild intertidal mussels used in these experiments were harvested during September 2012 in the intertidal zone at Metis Point on the South shore of the Saint Lawrence Estuary (Quebec, Canada), 12.7 km east of the MLI. Cultivated mussels were obtained during the summer of 2011 (June and July), from mussel growers in Chaleur

Bay, Quebec, Canada. All mussels were then maintained alive in small tanks continuously supplied by raw sea water pumped from the Estuary (see temperature and salinity ranges above) until the experiments began. Experiments were done between November 2012 and February 2013. At least one week before each experiment, a known number or fresh mass of mussels was placed on slate tiles of 25 cm x 25 cm (0.0625 m²). Tiles were prepared at least one week before the experiment to allow natural attachment of mussels to the tile. We did not measure mussel attachment during this experiment, but attachment strength measurements on similar tiles and in similar experimental conditions were done elsewhere (unpubl. data). In these measurements, intertidal and cultivated mussels of different sizes were put together on similar tiles and attachment strength was randomly recorded every 2 days for 35 days, using a dynamometer (Quantrol by Dillon, AFG 250N) fixed on a tripod allowing for vertically rising movement (Lachance *et al.*, 2008). Generally, mussel attachment force on tiles ranged between 0.2 to 7.0 N.

2.2.3 Size selection experiment with intertidal mussels

We conducted size selection experiments to test for eider's size preference and consequences on intake rates. For this experiment, we only used intertidal mussels, and the tested size classes were 10-20, 20-30 and 30-40 mm length. These size classes corresponded to the most abundant size classes present in the intertidal zone and to the range normally eaten by eiders (Bustnes, 1998; Guillemette *et al.*, 1992; Hamilton *et al.*, 1999). A mix of mussels of different sizes was presented to the birds on one tile, to recreate natural intertidal conditions. Thus, birds were forced to search among different sizes to find the preferred ones, as they normally do in natural intertidal beds, and this allowed us to include searching times in this prey size selection experiment. Two initial experimental conditions were tested in order to vary the initial prey size composition (see Figure 5 - top panels, for a simplified

representation): (1) the different size classes were present in the same biomass ("equal biomass treatment" thereafter) (Table 3); (2) the different size classes were present in the same density ("equal density treatment" thereafter) (Table 3). The biomasses and densities used were in the range of biomasses and densities normally found in the intertidal zone (Cusson and Bourget, 2005; Kirk *et al.*, 2007). Each of the seven birds had the two types of tile (equal density treatment and equal biomass treatment) twice, because two trials were done for each bird, giving a total of 4 tiles per bird for this size selection experiment. Tile order between the two experimental treatments was determined randomly.

Table 3 : Experimental mussel biomasses and densities per tile

	10 - 20 mm	Size classes 20 - 30 mm	30 - 40 mm	Total (equivalent per m ²)
Equal biomass treatment				
Wet biomass (g.tile ⁻¹)	277.0	277.0	277.0	831.0 (13 296.0)
Equivalent density (mussels.tile ⁻¹)	480	150	60	690 (11 040)
Equal density treatment				
Density (mussels.tile ⁻¹)	120	120	120	360 (5 760)
Equivalent wet biomass (g.tile ⁻¹) *	68.4	222.0	554.4	844.8 (13 516.8)

* Estimated considering a wet mass for one mussel at: 10-20 mm: 0.57 g; 20-30 mm: 1.85 g; 30-40 mm: 4.62 g.

2.2.4 Provenance selection experiment

In this experiment, intertidal mussels and cultivated mussels were presented to eiders on two different tiles at the same time. Mussels were all between 15 and 25 mm long. Mussels from the different habitats were placed in equal density on each tile, i.e. 360 mussels per tile (5 760 mussels.m⁻²). Tiles were placed side by side in the trial, with a distance of 35 cm between the two tiles. Two trials were done with each bird, with a

switch in tile placement between the two trials. Initial placement of each tile was set randomly for each bird.

2.2.5 Experimental procedure

All trials were done with only one bird in the experimental tank, allowing measurement of individual intake rates. However, to reduce the stress and encourage the bird to dive, a female-like decoy duck was placed at the surface of the experimental tank with the tested bird. Tested bird order was determined randomly.

The tested bird was put in the experimental tank at least one day before the experiment. It had access to *ad libitum* food and fresh water during this habituation period. Food was removed approximately 12h before the start of each experimental trial, in order to motivate the bird to dive during the experiment. Tiles were placed manually by the experimenter in a wooden tray (0.6 m wide x 1.1 m long x 7.6 cm deep) while on the platform and then placed at the bottom of the tank with a pulley system. Birds were acclimated to the set-up and procedure before the experiments. All experimental trial durations were adjusted, by frequent visual inspection of the tile, to avoid excessive depletion of one of the mussel size classes. Moreover, the number of experimental trials each day was adjusted to prevent bird satiation and according to bird's motivation to dive (i.e. one or two trials per day). Indeed, a trial varied between 1 to 6h depending on the bird's motivation to dive. At the end of each trial, tiles were recovered and remaining mussels were counted. Number of mussels eaten in each size class was then calculated by subtracting the number of remaining mussels from the initial number.

All experimental trials were videotaped with surface and underwater cameras, and video sequences were analyzed by the same observer (EV) with the behavioural recording software JWatcher V1.0. The foraging cycle in eiders is composed of

feeding bouts separated by long resting bouts (Guillemette *et al.*, 1992). Each feeding bout corresponds to a succession of dive cycles for which duration is the sum of the travel time surface-bottom, the bottom time and a short resting bout at the surface before resuming a new dive cycle (Guillemette *et al.*, 1992). Our camera installation allowed us to record, for each experimental trial, the travel time surface-bottom, the bottom time (inside and outside tiles), and resting bouts between dive cycles and between feeding bouts. In our data analysis, we only used the bottom time spent on tiles, corresponding to the duration birds spent actually ingesting prey. It is the most accurate measure of direct ingestion and it is less affected by diving depth or inter-individual differences compared to the time spent diving (which includes travel times) or the total time spent foraging (which also includes surface pauses).

2.2.6 Data analysis of selection behaviours

For the size selection experiment, the Jacob's index of selectivity D was used to test for preferences for certain size classes (Jacobs, 1974). This index is useful to highlight preferences while taking into account the initial abundance of the different prey sizes. The index (D) was calculated with the formula:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

With r , the proportion of a given mussel type ingested, and p , the proportion of the same mussel type initially present in the tile. Positive values of D indicate selection for a length class while negative values of D indicate avoidance. Significant effect of size category on D was tested with linear mixed-effect models considering individual identity as a random factor. Moreover, given that D values were not independent of each other within treatments, we used pair-wise t-tests with a Bonferroni correction to test for significant differences between the different size categories.

For the provenance selection experiment, because mussels of different provenances were initially present in the same proportion, preferences were compared using the number of mussels eaten in each provenance category (aquaculture vs intertidal). Differences in number of mussels eaten between provenance categories (aquaculture vs intertidal) were tested with linear mixed-effect models considering individual identity as a random factor.

2.2.7 Conversions into energy intake rates and flesh and shell mass ingested

Finally, intake rates were calculated in both selection experiments (size and provenance). In the size selection experiment, intake rates were calculated as the number of mussels of a size category ingested per unit of total bottom time spent on the tile. For the provenance selection experiment, because cultivated and intertidal mussels were on different tiles, we were able to measure time spent foraging on each of both tiles. Then we estimated the number of mussels of one type ingested per minute that the bird spent foraging on the corresponding provenance type tile.

Intake rates were then converted into energy intake rates (only for the size selection experiment) and shell and flesh mass ingestion (for both size and provenance selection experiments) based on length conversion to different allometric equations of the form $y = a.L^b$ derived from intertidal and cultivated mussel measures for another study (unpubl. data) (Table 4). Sampled mussels of both provenances came from same sites as mussels used in these experiments, and were frozen shortly after sampling. 107 intertidal and 114 cultivated mussels were used for these measures; we only used mussels collected in June, July, and October (in three years: 2011, 2012 and 2013), corresponding to months for which we had mussels of both provenances. For the measurements, sampled mussels were thawed, length was measured with a calliper (to the nearest 0.1 mm); flesh was removed from shells and both components

were weighed separately (flesh and shell mass are expressed in g Wet Mass); they were then dried to constant mass in an oven at 60°C, weighed again and energy content of flesh only was determined with a Parr bomb calorimeter and converted as energy content in kJ per total wet prey and in kJ per g WM. Energy in shell was considered null or at least negligible compared to energy in flesh. Differences in mussel quality between size or provenance categories were tested: (1) using ANCOVA on the interaction between size and provenance on log-transformed flesh mass and shell mass (g WM); (2) using log-transformed flesh-to-shell ratios with ANOVA and Post Hoc Tukey tests testing differences between mussel types used in the experiments with the birds.

Intake rate conversions to energy intake rates and flesh and shell mass ingestion were done using the estimated equation and taking the mean size of the considered size category (e.g. 25 mm for the 20-30 mm size class). All intake rate values were then log-transformed and comparisons between mussel categories (size or provenance categories) were done with linear mixed-effect models fit with maximum likelihood and post-hoc Tukey tests, including individual bird identity as a random factor.

Given that we performed our mussel measurements in summer and our foraging experiments in winter, we could have not precisely estimated the energy and flesh contents of the medium and large mussels during the experiments (see Discussion). Indeed, mussels progressively build up their energy reserves (carbohydrates and lipids) during the end of spring and summer, when food is abundant (Dare and Edwards, 1975; Smaal and Vonck, 1997). Part of energy is allocated for somatic maintenance during summer and fall. During winter, mussels reduce their metabolic activity and live mostly on their energy reserves because of the food shortage and low water temperature (Dare and Edwards, 1975). By the end of winter, reproductively active intertidal mussels (more than 20 mm length) resume activity by allocating energy into gametogenesis until spawning in spring (March-April) (Kautsky, 1982b).

Spawning corresponds then to an abrupt decrease in flesh and energy contents just before summer (Dare and Edwards, 1975; Kautsky, 1982a; Myrand *et al.*, 2000).

All statistical analyses were performed with R, v.2.15.0 (R Development Core Team, 2013). All p-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level. Conditions of normality and homogeneity of variances were tested graphically and with Shapiro-Wilk normality test and Bartlett test of homogeneity of variances.

2.3 RESULTS

2.3.1 Variation of flesh, shell and energy with mussel size and provenance

First, the results showed that for all size categories, intertidal mussels had heavier shells than cultivated mussels (Table 4). Moreover, the increase in flesh mass with size was different between intertidal and cultivated mussels (ANCOVA, $F_{1, 217} = 7.630$, $p = 0.006$). The flesh mass of intertidal mussels was greater for the two smaller size classes. However, intertidal flesh mass increased 10-fold from small to large compared to a 17-fold increase for cultivated mussels, as expressed by the slope, indicating that this environment has a better effect on flesh quality.

The increase in shell mass according to size of intertidal mussels was greater than for cultivated mussels (ANCOVA, $F_{1, 217} = 11.921$, $p = 0.001$). Intertidal mussels show more than a 12-fold increase in shell mass, from the smallest to the largest size class, compared to a 10-fold increase for cultivated mussels. Thus, shell in intertidal mussels show greater gains in mass with size.

Mussel quality, based on flesh to shell ratio, varied significantly for intertidal mussels according to size categories (ANOVA, $F_{2, 111} = 39.437$, $p < 0.001$), with better ratios observed for the smallest intertidal mussels over the larger ones (Post Hoc Tukey test,

10-20 vs 20-30: $p = 0.043$; 10-20 vs 30-40: $p < 0.001$). Flesh to shell ratios also varied significantly according to the provenance (ANOVA, $F_{1, 215} = 24.036$, $p < 0.001$). This relationship varied among size categories (ANOVA, $F_{2, 215} = 45.324$, $p < 0.001$), and intertidal mussels had higher ratios in the 10-20 mm size category (Post Hoc Tukey test, $p = 0.003$), not significantly different ratios in the 20-30 mm size category ($p = 0.886$), and lower ratios in the 20-30 mm size category ($p < 0.001$).

Regarding the energy content, individual intertidal larger mussels have more energy than individual intertidal small mussels, but it is not necessarily the case when considering energy content per unit of biomass (Table 4).

Table 4 : Measured characteristics of Blue mussels (*Mytilus edulis*) at three size classes (10-20, 20-30, 30-40 mm) based on provenance (intertidal, aquaculture), as well as equation parameters and R^2 of mussel characteristics according to mussels length (mm)

Parameter	Measured characteristics relative to size class			Function estimates ($y = a \cdot \text{LENGTH}^b$)		R^2
	10-20 mm	20-30 mm	30-40 mm	a	b	
Flesh mass (g WM)						
Intertidal	0.130±0.037	0.449±0.149	1.136±0.322	0.00006851±0.00002931	2.735±0.121	0.95
Aquaculture	0.072±0.038	0.365±0.165	1.235±0.470	0.00004211±0.00003612	2.851±0.239	0.83
Shell mass (g WM)						
Intertidal	0.194±0.036	0.828±0.315	2.378±0.778	0.00001913±0.000009181	3.304±0.135	0.96
Aquaculture	0.139±0.070	0.596±0.279	1.405±0.407	0.0007129±0.0004491	2.102±0.177	0.80
Flesh-to-shell ratio						
Intertidal	0.672±0.165	0.579±0.166	0.498±0.146	—	—	—
Aquaculture	0.514±0.098	0.632±0.171	0.900±0.277	—	—	—
Energy content (kJ/prey)						
Intertidal	0.425±0.155	1.369±0.589	3.289±1.217	0.0001325±0.00007704	2.856±0.165	0.89
Energy content (kJ/g WM)						
Intertidal	1.299±0.334	1.077±0.302	0.929±0.226	3.568±0.900	-0.374±0.080	0.17

Note: Equations were of the form $y = a \cdot \text{LENGTH}^b$ and variables were estimated using 107 intertidal mussels and 114 cultivated mussels. Values are means \pm SD. See details on statistics in the text. WM, wet mass.

2.3.2 Size selection experiment with intertidal mussels

Selectivity index D for both experimental treatments

Analysis demonstrates that selectivity indexes significantly differed between size categories in the biomass equal treatment (LMM: $F_{1,33} = 11.311$, $p < 0.001$), with a preference of eiders for small mussels (10-20 mm) compared to 20-30 mm ($p = 0.012$), and 30-40 mm ($p < 0.001$) (Table 5). In the density equal treatment, indexes were not significantly different among the size categories but close to the significant level (LMM: $F_{2,33} = 2.772$, $p = 0.08$) (Table 5).

Table 5 : Mean (\pm SD) selectivity index D and 95% confidence intervals

	Mean index D \pm SD	Confidence intervals 95%
Biomass equal treatment		
10 to 20 mm	0.247 ± 0.368	[0.034 ; 0.460]
20 to 30 mm	-0.183 ± 0.330	[-0.373 ; 0.007]
30 to 40 mm	-0.409 ± 0.410	[-0.645 ; -0.172]
Density equal treatment		
10 to 20 mm	0.138 ± 0.446	[-0.119 ; 0.396]
20 to 30 mm	-0.010 ± 0.182	[-0.205 ; 0.005]
30 to 40 mm	-0.186 ± 0.443	[-0.442 ; 0.070]

Intake rates: biomass equal treatment

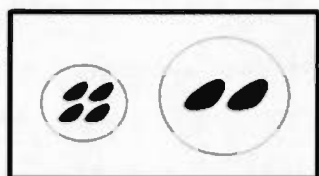
Intake rates of mussels, flesh mass ingestion and energy-intake rates varied significantly with the size categories of intertidal mussels (LMM: respectively $F_{2,33} = 67.678$, $p < 0.001$; $F_{2,33} = 3.855$, $p = 0.031$; and $F_{2,33} = 5.558$, $p = 0.035$). Eider's

intake rates of small intertidal mussels were more than four times higher than for medium and large intertidal mussels (Figure 5). However, the corresponding ingestion of shell mass did not vary significantly among the size classes (LMM: $F_{2,33} = 1.321$, $p = 0.281$).

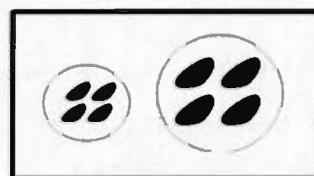
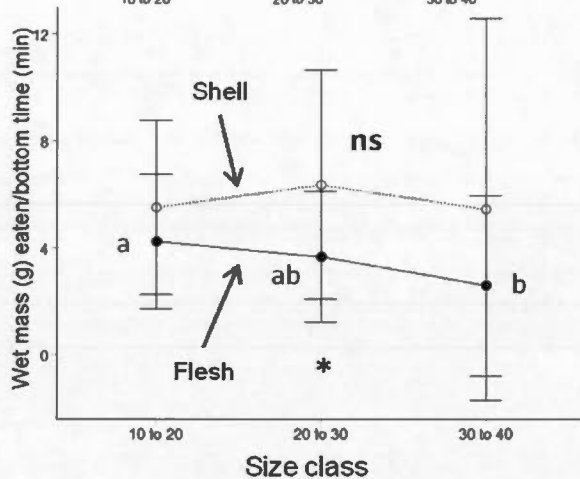
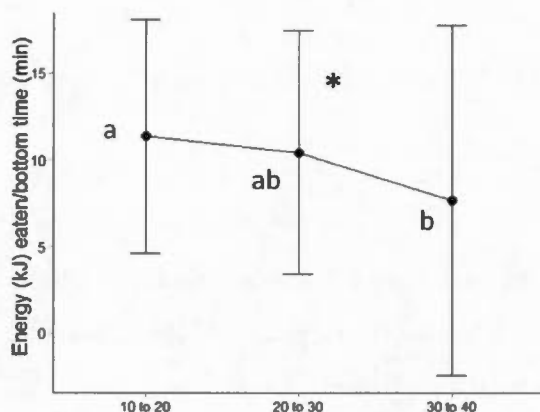
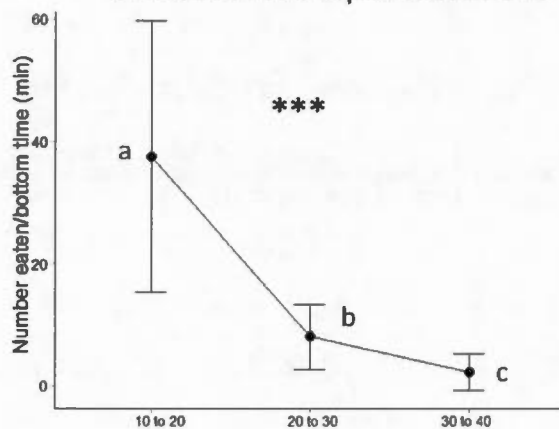
The large difference in intake rates for different mussel sizes may be explained by their respective underwater handling time. Small mussels were rapidly ingested underwater by some type of suction-feeding whereas large mussels seemed to be handled and ingested one by one. Hence, small intertidal mussels allowed higher underwater intake rates than large intertidal mussels. In addition, even though it was not quantified here, video observations showed that large mussels were more often brought back to surface for manipulation. This added time before ingestion and more chances to reject the mussels.

Intake rates: density equal treatment

Intake rates of intertidal mussels did not vary significantly among the size classes (LMM: $F_{2,33} = 1.901$, $p = 0.165$), but there was a trend toward higher intake rates for small mussels (twice as high than for large mussels) despite the fact that initial biomass of small mussels was much lower than for larger mussels. Energy-intake rates and flesh and shell mass ingestion did vary significantly among the size classes (LMM: respectively $F_{2,33} = 29.635$, $p < 0.001$; $F_{2,33} = 27.602$, $p < 0.001$; and $F_{2,33} = 47.729$, $p < 0.001$). Indeed, energy intake and shell ingestion were approximately five to six times higher for large intertidal mussels than small intertidal ones, and flesh mass ingestion twice as high, due to higher energy, shell and flesh content of individual large intertidal mussels (Figure 5).



Initial biomass equal treatment



Initial density equal treatment

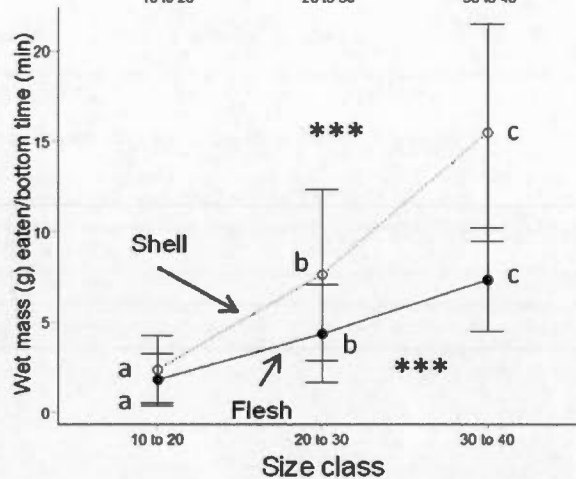
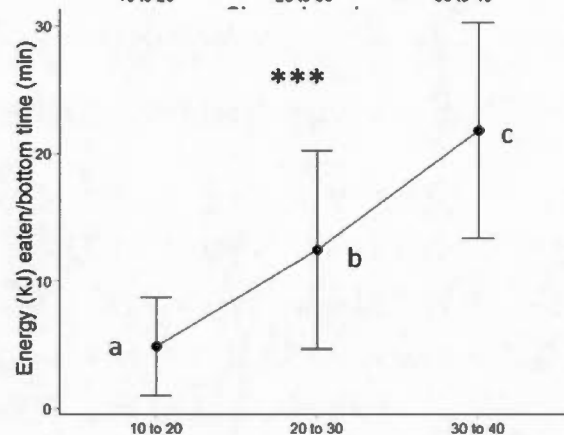
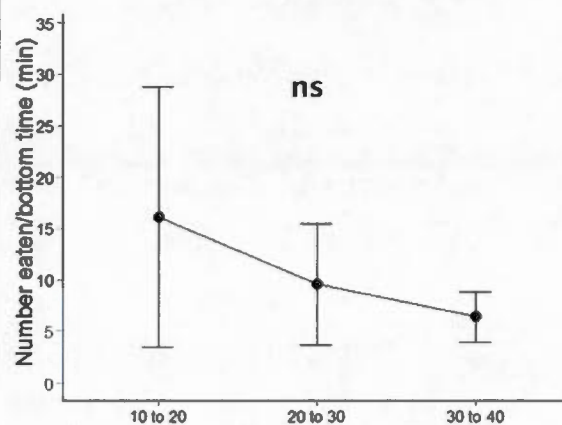


Figure 5 : Mean (\pm SD) intake rates, gross energy-intake rates and flesh and shell mass ingestion rates for the different size classes in the initial biomass and the initial density equal treatments

ns: not significant; * $p < 0.05$; *** $p < 0.001$. Significant differences ($p < 0.05$): **a** \neq **b** \neq **c**

2.3.3 Provenance selection experiment: intertidal versus cultivated mussels

Generally, birds visited both tiles during the first dives, probably sampling tiles, and then rapidly went to the aquaculture tile for the rest of the foraging trial. The number of cultivated mussels eaten by birds (mean \pm SD = 198.429 ± 92.278) was significantly higher than the number of intertidal mussels eaten by birds (mean \pm SD = 13.571 ± 10.052) (LMM: $F_{1,20} = 84.160$, $p < 0.001$), showing a strong preference of eiders for cultivated mussels.

For this experiment, because cultivated and intertidal mussels were in different tiles, we were able to measure time spent foraging on each of both tiles and then to estimate the number of mussels of one provenance type ingested per minute that the bird spent foraging on the corresponding type tile. We found that intake rates for cultivated mussels were more than three times higher than intake rates for intertidal mussels (LMM: $F_{1,20} = 18.655$, $p < 0.001$). Flesh and shell mass ingestion of cultivated mussels also were significantly higher, approximately twice as high, than for flesh and shell mass ingestion of intertidal mussels (LMM: respectively $F_{1,20} = 22.546$, $p < 0.001$ and $F_{1,20} = 25.999$, $p < 0.001$) (Figure 6).

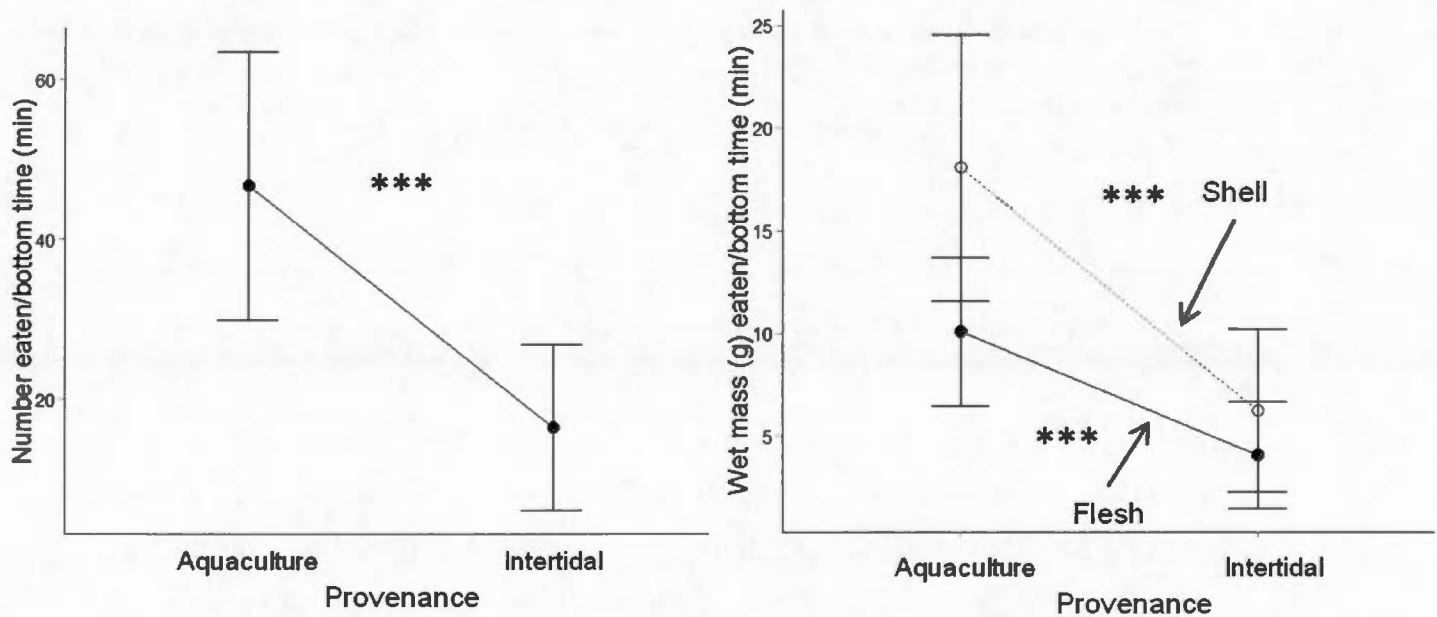


Figure 6 : Mean (\pm SD) intake rates and flesh and shell mass ingestion rates for the different mussel types, aquaculture and intertidal. ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

2.4 DISCUSSION

This study demonstrated that eiders were able to recognize certain mussel types based on their size or their provenance. We also showed that when foraging on abundant and low quality food, selection for higher quality mussels generally allowed eiders to increase their foraging profitability.

2.4.1 Size selection experiment with intertidal mussels

Preferences of eiders for small intertidal mussels, i.e. 10-20 mm, in our study is in accordance with other studies on eider prey size selection when foraging on wild mussels (Bustnes, 1998; Bustnes and Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999; Nystrom *et al.*, 1991; Raffaelli *et al.*, 1990). In line with the

prey choice model, eiders' preferences for small mussels faded when their density decreased (density equal treatment). These results show that selection of small mussels is more pronounced in the biomass equal treatment, showing that biomass of different sizes should be considered when studying prey size selection. Concerning the consequences of prey selection on intake rates, there were differences according to initial abundance conditions. In the biomass equal treatment, intake rates for small intertidal mussels were higher than for medium and large intertidal mussels, allowing for higher ingestion rates of energy and flesh but not shell (because of higher flesh to shell ratio of small intertidal mussels, Table 4). In the density equal treatment, intake rates of small intertidal mussels were not significantly higher than intake rates of other size classes. Consequently, highest flesh, energy but also shell intake rates were observed for large intertidal mussels. Hence, prey selection of small intertidal mussels allowed eiders to increase their energy intake rates only in conditions of high density of small mussels (equal biomass treatment). It is possible that, at smaller biomass of small mussels (density equal treatment), encounter rate with the preferred small mussels was not high enough to significantly increase intake rates by selecting small mussels. Therefore, we suggest that prey selection will only be seen in cases where biomasses of preferred sizes is higher than a minimum threshold.

Different intake rates according to mussel size may be explained by different handling methods among size categories. For example, tufted ducks handled large freshwater mussels individually, often manipulating prey at the surface, while small mussels were rapidly ingested by suction-feeding (De Leeuw and Van Eerden, 1992). Comparatively in our experiments, although not directly quantified, we observed that small mussels were ingested mainly underwater while larger mussels were more frequently brought back to the surface for manipulation leading to the possible rejection of the prey. The same phenomenon has been observed in another predator, the oystercatcher, where the handling time and the probability of rejecting a mussels were positively correlated with mussel length (Cayford and Goss-Custard, 1990). The

underwater ingestion of small mussels by eiders may represent another benefit as surface manipulation of prey represents additional time in the foraging process and increases the chance of kleptoparasitism by gulls (Varpe, 2010). Moreover, ingestion of small mussels in the biomass equal condition allowed them to reach intake rates around 40 mussels.min⁻¹ bottom time. These intake rates were higher than intake rates of captive eiders foraging on less accessible buried clams (12 to 36 clams.min⁻¹ bottom time) (Richman and Lovvorn, 2003). Thus, such elevated intake rates may allow them to compensate for the particularly low energetic quality of mussels compared to other benthic prey (Ouellet *et al.*, 2013).

Another benefit of mussel-size selection by eiders may be to limit ingestion of shell (Bustnes, 1998; Hamilton *et al.*, 1999). Indeed, Bustnes (1998) measured the proportion of mussels eaten by two male eiders in captivity (without diving) and linked their preferences for small intertidal mussels, and for subtidal mussels versus intertidal mussels, to the lower shell content of these mussels. This is supported by the selection of mussels with better flesh-to-shell ratios by the ducks in this study. Hence mussel selection seems to be important to decrease the ingestion of shell load, which may facilitate digestive processes by reducing resting bout durations, total foraging time, meal weight and ultimately maintain take off capability (Guillemette, 1994).

Finally, because of different timing between mussel measurements and foraging experiments (see Methods), we were concerned about a potential bias in the flesh and energy content estimations of larger intertidal mussels. It is difficult to precisely characterise this bias because some studies showed that energy content of large mussels is, in average, higher in summer (June to October) than in winter (November to December) (Cayford and Goss-Custard, 1990; Lemaire *et al.*, 2006; Thompson, 1984) whereas other studies stipulated the contrary (Cusson and Bourget, 2005; Smaal and Vonck, 1997; Zandee *et al.*, 1980). Such a potential bias does not change the conclusion that eiders preferred small intertidal mussels, even if large mussels

would have had a higher flesh and energy content than estimated. However, such bias could influence the energy and flesh mass intake rates found for the large mussels in our results (Figure 5). Hence, variations in prey selection of eiders according to changes in mussel quality over seasons should be investigated further because some studies demonstrated that size selection by wild eiders varied at different times of the year, with a preference for small mussels (10 to 20 mm) most of the year except in winter where eiders preferred larger mussels (37 to 50 mm) (Hamilton *et al.*, 1999; Nehls, 2001). A similar change in prey selection according to mussel quality and reproductive cycle has also been observed in oystercatchers (Cayford and Goss-Custard, 1990).

2.4.2 Provenance selection experiment: intertidal vs cultivated mussels

In addition to size selection, eiders were also able to distinguish same-sized cultivated vs wild intertidal mussels and consistently selected cultivated mussels. As far as we know, this is the first experimental evidence of eider preference for cultivated mussels over intertidal mussels. This supports another study showing that eiders were able to distinguish between subtidal and intertidal mussels with a preference for the subtidal mussels (Bustnes, 1998). Indeed, cultivated mussels are grown in environmental conditions that allow better flesh to shell ratio at large sizes (≥ 20 mm) compared to intertidal mussels (Table 4) (Kirk *et al.*, 2007; Lauzon-Guay *et al.*, 2005), making ≥ 20 mm mussels more profitable prey for eiders. However, < 20 mm intertidal mussels seemed to have higher flesh-to-shell ratio than cultivated mussels (Table 4). Hence, despite apparent better quality of intertidal mussels at < 20 mm sizes, eiders still preferred cultivated mussels. This might be explained by differences in another shell characteristic, the shell crushing resistance (see more details in the next paragraph). Moreover, measures of foraging time in each tile showed that cultivated mussels were associated with higher intake rates (47 ± 17 cultivated

mussels.min⁻¹ bottom time versus 16 ± 10 intertidal mussels.min⁻¹ bottom time). In the present study, because all mussels were maintained in similar conditions *in vivo*, I presume that differences in attachment strength were not large enough between the two mussel types to explain this discrepancy. We postulate that eiders may use longer time to select each mussel in the first few dives, while sampling both tiles. Once the preferred tile is identified, in this case the cultivated tile, they can increase their intake rates and improve their foraging profitability. But further studies are needed to confirm this hypothesis.

Another digestive-linked parameter, the shell crushing resistance, could also explain mussel selection by eiders. The shell crushing resistance depends on the shell thickness (i.e. shell mass) but also on the shell configuration. Indeed, cultivated and small mussels, preferred by eiders, have a lower shell crushing resistance compared to intertidal and large mussels (Hamilton *et al.*, 1999; Kirk *et al.*, 2007). Wild intertidal mussels are exposed to strong waves and more sediment, and as a protective measure, their shell growth appears slower than cultivated mussels, due to the continuous breakage of new-grown shell, leading to thicker and rounder shells (Akester and Martel, 2000; Aldrich and Crowley, 1986; Beadman *et al.*, 2003; Karayucel and Karayucel, 2000; Steffani and Branch, 2003). Hence, not only shell mass ingestion but also shell crushing resistance may play an important role in eider digestion and explain their preferences for certain mussel types.

The clear preference for cultivated mussels in this experiment is particularly interesting. Indeed, it was well established that sea ducks feed in mussel aquaculture sites (Dionne, 2004; Galbraith, 1992; Raffaelli *et al.*, 1990; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989), but it was not known whether they were able to identify those mussels as being of higher quality, or only attracted by farms because of better accessibility of mussels (i.e. higher densities and conveniently suspended in the water column). These results show that when detectability is controlled, they still choose the cultivated mussels. Preferences for cultivated mussels and their foraging

advantages shown in these experiments have important implications for sea ducks and habitat management. Depredation problems by several species of sea ducks are known to create significant losses in mussel aquaculture farms in several countries (Dionne *et al.*, 2006; Dunthorn, 1971; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). Generally large flocks of sea ducks (hundreds to thousands of birds) forage in aquaculture sites in spring and autumn, on their migration route before breeding or wintering, while they build up their body reserves. This study demonstrated the benefit for eiders when foraging on cultivated mussels through higher energy intake rates. Moreover, in conventional mussel farming, mussels are generally grouped on lines with ropes that hold similar sized mussels (Spencer, 2002), leading to very limited searching time for their preferred mussels, and allowing for complete depletion of ropes of small mussels (unpubl. data).

In conclusion, our study demonstrates that, when offered different mussel qualities, eiders are able to select certain mussel types. Prey selection allowed higher energy-intake rates without markedly increasing the shell ingestion because small mussels and cultivated mussels generally have a higher flesh-to-shell ratio. Nevertheless, advantages of eider selection for small intertidal mussels were dependent of their relative abundance, showing that prey-size composition of the foraging habitat should be considered when studying eiders foraging in different habitats. Finally, while we only considered ingestion processes here, studies on digestion efficiency are required to better understand sea duck selection decisions when foraging on mussels or other hard-shelled prey (other bivalves, urchins, crabs).

CHAPITRE III

BLUE MUSSEL (*MYTILUS EDULIS*) QUALITY OF PREFERRED PREY IMPROVES DIGESTION IN A MOLLUSCIVORE BIRD (COMMON EIDER, *SOMATERIA MOLLISSIMA*)

Elisabeth Varennes¹, John C. Bonardelli², Sveinn A. Hanssen³, Magella Guillemette¹

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

² Norwegian Institute for Nature Research, Fram Centre, Norway

³ Shellfish Solutions AS, Norway

Varennes, E., et al. (2015). Blue mussel (*Mytilus edulis*) quality of preferred prey improves digestion in a molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*). Canadian Journal of Zoology, 93, 783-789.

RÉSUMÉ

Étant donné que les canards molluscivores ingèrent les moules entières, avec la coquille, ils doivent consommer de grandes quantités de nourriture pour maintenir leur équilibre énergétique. Par conséquent, les processus de digestion peuvent limiter l'assimilation d'énergie chez ces prédateurs, mais la sélection de certains types de moules peut minimiser l'ingestion de coquille et donc améliorer la profitabilité de l'alimentation. Afin de tester cette hypothèse, nous avons commencé par quantifier la qualité de moules de différentes tailles et habitats en mesurant leur contenu énergétique et diverses paramètres liés à leur morphologie. Puis, nous avons effectué des expériences de digestion avec des eiders à duvet captifs (*Somateria mollissima*) nourris avec différents types de moules afin de déterminer leurs impacts sur la digestion des eiders. Les moules de culture et les petites moules étaient de meilleure qualité, avec un plus grand contenu énergétique et une coquille moins résistante. Ces caractéristiques des moules permettaient une digestion plus rapide pour une digestibilité équivalente comparé aux grandes moules intertidales. Des études précédentes ont montré que les moules de culture et les petites moules étaient généralement préférées par les canards de mer. Donc les comportements de sélection de proies et les processus digestifs semblent inter-reliés chez ces prédateurs molluscivores.

ABSTRACT

Benthivorous predators like sea ducks rely on abundant but low quality food. Because they ingest whole mussels, including shells, they have to consume large quantities of food to maintain energy balance. Digestion processes may therefore limit energy assimilation in these predators although selecting mussel types that minimise shell ingestion may improve foraging profitability. To test this prediction, we first quantified mussel quality from different sizes and habitats by measuring energy content and various features of mussel morphology. Then, we conducted digestion experiments on captive Common eiders (*Somateria mollissima*) fed with various mussel types to determine their effect on eiders' digestion. Cultivated and small mussels were of better quality, because of higher energy content and less resistant shells. These mussel characteristics allowed faster digestive processes for an equal digestibility compared to large intertidal mussels. Previous studies showed that cultivated and small mussels were generally preferred by sea ducks. Hence, prey selection behaviors and digestion processes seem closely connected in these highly digestive constrained predators.

3.1 INTRODUCTION

Two foraging strategies may be used by predators to achieve energy balance: (1) predators may focus on food quality, taking time to select scarce but high quality prey; or (2) predators may rely on food quantity, ingesting large quantities of abundant but low quality food. The latter strategy ensures high encounter rates and minimal search time although it may lead to a digestive bottleneck and slow the foraging process (Ouellet *et al.*, 2013; Whelan and Brown, 2005). Although such a dichotomy may be valid in general, predators that focus on food quantity could also use prey selection to maximise their net energy intake rates while foraging on low quality food (chapter II) (Hirakawa, 1997a, 1997b; Varennes *et al.*, 2015b; Verlinden and Wiley, 1989). For example, herbivores are selective when foraging on plants, one of the lowest quality food sources used by animals (Illius *et al.*, 1999; Westoby, 1974).

Because of their inactive way of life, benthic organisms are generally of very low energy density as they have developed passive protection against predation (e.g. shells, spines), making them poor quality food for benthivores (Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013). Among epibenthic organisms, the Blue mussel (*Mytilus edulis*) is one of the most abundant and widespread in intertidal and subtidal zones of rocky coasts (Bayne, 1976; Gosling, 2003). Their energy content is lower than most other benthic organisms (Guillemette *et al.*, 1992; Ouellet *et al.*, 2013), and yet, certainly because of their high densities and broad distribution, mussels are heavily used prey for numerous predators. Most mussel predators get rid of the shell by opening or crushing it, to ingest only the flesh (crabs, oystercatchers, cichlids, sea stars, sea otters and seals, etc.) (Elner, 1978; Hoogerhoud, 1986). Some other predators ingest mussels whole, thereby requiring some form of mechanical grinding by the digestive system (Dekinga *et al.*, 2001; Guillemette, 1994, 1998; Nehls, 2001; Piersma *et al.*, 1993). Predators using this method are found only in some marine bird

species like the red knot (*Calidris canutus*) and molluscivorous diving duck species [eiders, scoters (*Melanitta* spp.), long-tailed duck (*Clangula hyemalis*), goldeneyes (*Bucephala* spp.), scaups and other diving ducks (*Aythya* spp.)](De Leeuw, 1999; Dekinga *et al.*, 2001; Guillemette, 1994).

Many sea duck species specialize on mollusks and especially mussels (Cottam, 1939; Ouellet *et al.*, 2013), which is one of the most important prey in their diets. Mussels may even be the only prey eaten by larger species, as Common eider (*Somateria mollissima*) or white-winged scoter (*Melanitta deglandi*) during certain periods in their life cycle (Guillemette *et al.*, 1993; Kaiser *et al.*, 2006). Because they need to ingest large amounts of food daily to fulfil their energy requirements (Brinkman *et al.*, 2003; Guillemette *et al.*, 1992; Lovvorn, 1994; Lovvorn and Jones, 1991; Richman and Lovvorn, 2008), digestive rates rather than ingestion rates seems to be limiting energy intake in these species (Chapter I) (Guillemette, 1994, 1998). Mussel quality, determined by mussels' morphological and anatomical characteristics, can vary accordingly to mussel age (size), habitat, or other environmental factors (Kirk *et al.*, 2007). Several studies have shown, either in captivity or in the field, that sea ducks are able to differentiate between different mussel types and generally select small and cultivated mussels over large and intertidal mussels, allowing better gross energy intake (chapter II) (Bustnes, 1998; Bustnes and Erikstad, 1990; Hamilton *et al.*, 1999; Varennes *et al.*, 2015b). However, no studies have ever directly addressed the issue that varying mussel types may modify sea duck digestion processes, which could make digestion faster and/or more efficient.

Therefore the objectives of this study are: (1) to measure prey characteristics (energy content and shell characteristics) of mussels of different sizes or from different habitats (intertidal vs aquaculture), apparently important for sea duck digestion and (2) to determine what consequences foraging on different mussel qualities (size and habitat) may have on digestion duration and efficiency in captive Common eiders. Digestion processes can be expressed by a number of parameters. (1) The passage

time or transit time, which is the time interval between the ingestion of a prey and its first appearance in the feces (Afik and Karasov, 1995; Guillemette, 1994; Hilton *et al.*, 2000; Jackson, 1992). The transit time may provide an estimate of the minimum passage duration of food through the gut (Hilton *et al.*, 2000). (2) The mean retention time (MRT) is the mean duration that an entire meal remains in the gastrointestinal tract (Prop and Vulink, 1992). Indeed, even when given a pulse meal, an individual will not excrete all the meal at once and it could take several hours before complete excretion (Hilton *et al.*, 2000; Karasov, 1990; Richman and Lovvorn, 2003). This parameter gives an idea of the facility of excretion of a food type and is inversely related to digestion rate (Karasov and Del Rio, 2007). Finally, MRT may influence the maximal rate of ingestion, the efficiency of digestion and the instantaneous mass of carried food (Hilton *et al.*, 1998; Karasov, 1996; Sibly, 1981; Weiner, 1992). (3) Metabolizable energy coefficient (MEC), represents the efficiency of the gut to extract energy from the digested food (Afik and Karasov, 1995; Karasov and Del Rio, 2007). MRT and MEC are closely linked to each other (Hilton *et al.*, 2000; Hilton *et al.*, 1998). Usually, the longer the food is retained in the gut (longer MRT) the more thoroughly it is digested (higher MEC) (Karasov and Del Rio, 2007; Prop and Vulink, 1992). Bird faeces are a mix of undigested food, urinary waste and endogenous waste (sloughed epithelial cells, microbes and digestive secretions), making estimation of true MEC difficult (Guglielmo and Karasov, 1993; Karasov, 1990; Karasov and Del Rio, 2007). However it is possible to estimate apparent metabolizable energy coefficient (MEC*) when endogenous losses and urinary waste have not been quantified (Hilton *et al.*, 2000; Karasov, 1990). This apparent coefficient can slightly underestimate the true value of MEC (Guglielmo and Karasov, 1993; Karasov, 1990; Miller and Reinecke, 1984), but may be used in avian intraspecies comparative studies (Karasov, 1990).

3.2 METHODS

3.2.1 Experimental conditions

Seven hand-raised captive Common eiders (*Somateria mollissima*), two males and five females, provided by a poultry farmer from Alma (Québec, Canada), were used for this experiment. Their mean mass (\pm SD) during the experiment was $1\,565 \pm 125$ g.

Captive eiders were kept at the Maurice Lamontagne Institute (MLI), Fisheries and Oceans Canada, in an isolated and adapted room with two fibreglass tanks supplied with filtered sea water pumped from the St. Lawrence Estuary. Between experiments, birds had *ad libitum* access to avian pelleted food and fresh water, as well as some live mussels thrown daily at the bottom of the tank to stimulate their diving behavior during previous experiments. But for this experiment, mussels were removed from their diet three weeks before the first trial to equalize digestive capabilities among birds (Dekinga *et al.*, 2001; Vézina *et al.*, 2010). The experiment was conducted in November and December 2013. Full-spectrum artificial light in the isolated room followed the natural photoperiod and room temperature was maintained between 15 and 19°C. A red light was set-up above the cages to facilitate faeces collection at night and a fan was installed near the cages to maintain a low temperature in cages. The entire set-up was intended to optimize bird comfort and reduce stress, because digestion might be affected by high stress levels (Cabanac and Guillemette, 2001; Hilton *et al.*, 2000). Because of the available material, we had to use cages of two types. Three cages were single-bird cages (61 x 42 x 53 cm) and two were long cages (81 x 30 x 30 cm) that could host two birds, separated from each other by a wire fence panel. Cages were equipped with a double-bottom allowing for collection of faeces. Collection of faeces was done during the experiment for all birds except two, for which the cage installation only allowed a collection at the end of the experiment,

with the bird removed. Birds were treated in a similar manner throughout the experiment to maintain a constant stress level and social behavior. Birds had *ad libitum* access to fresh water while in the cages.

3.2.2 Mussel preparation and measurements

Intertidal mussels used in this experiment were harvested during October 2013 in the intertidal zone at low tide at Metis Point on the South shore of the Saint Lawrence Estuary (Quebec, Canada), 12.7 km east of MLI. Cultivated mussels were shipped during November 2013 by refrigerated truck from Gaspé Bay, Quebec, Canada. All mussels were then cleaned, sorted by size and frozen until utilization. The quantities used in the force-feeding meals were thawed the day before each experimental trial.

Mussel types compared in this study were of three categories: (1) cultivated mussels of length between 30 to 40 mm (hereafter “Aqua35”); (2) intertidal mussels of length between 15 to 25 mm (hereafter “Int20”); (3) intertidal mussels of length between 30 to 40 mm (hereafter “Int35”).

Measures of flesh-to-shell ratio and energy content were done on randomly chosen subsamples from mussels used in this experiment. Sample sizes were 15 mussels for the Aqua35 mussels (mean size \pm SD = 36.3 ± 4.7 mm), 14 mussels for the Int20 mussels (mean size \pm SD = 22.6 ± 1.9 mm) and 15 mussels for the Int35 mussels (mean size \pm SD = 34.2 ± 2.8 mm). Mussels were measured with a calliper (length to the nearest 0.1 mm); flesh was removed from shell and both components were weighed separately to the nearest 0.1 mg; they were then dried to a constant mass, in an oven at 60°C, weighed again and the energy content of flesh was then determined with a Parr bomb calorimeter. Energy content for the whole individual was expressed in kJ.g^{-1} wet mass (WM), with energy in shell considered null or at least negligible compared to energy in flesh. Flesh-to-shell ratios were calculated from dry masses.

Crushing resistance measurements used here were not done on the same mussels, but on samples used for another study (unpublished data) and originating from same sites. Intertidal mussels were collected monthly during the 2011 summer (approximately May to September) and cultivated mussels were shipped from aquaculture sites by refrigerated trucks in June, July and December 2011. Months and sites were considered in statistical analysis. Mussels were measured with a calliper (length to the nearest 0.1 mm), then crushing resistances were measured with a dynamometer (Quantrol by Dillon, AFG 250N) equipped with a metal crushing plate and mounted on a tripod allowing up and down movements of the device (according to a modified method from Lachance et al. 2008). Mussels were measured one by one, and the measure was taken at the first shell crack to the nearest 0.01 N.

3.2.3 Experimental procedure

In order to have all birds fed with all mussel types, we conducted four trials in sequence, switching mussel types given to individual birds at each trial (Table 6). We initially planned to include a meal composed of food pellet in the study, but after several trials we realised that we were unable to feed the ducks with enough food pellets without inducing too much stress. Therefore no pellet meal was introduced in the analysis. A pre-trial was done just before the experiment to habituate our birds to the set-up and to force-feeding. Experimental trials were composed of: (1) a fasting period of 24h; (2) the force-feeding meal; (3) the faeces collection period of 46 h while birds were in the cages.

Birds were weighed before the force-feeding and at the end of the 46h collection period. The force-feeding was done by manually inserting one mussel at a time into the throat while keeping the duck bill open. The introduced mussel was then pushed down into the oesophagus and gizzard by gently rubbing the duck's neck. Quantities

given were set by experimental limitations, such as bird stress (especially with the small mussels, which took more time to force-feed) or regurgitation. Indeed, some birds regurgitated a few mussels at the beginning of the collection period. The quantity regurgitated was positively correlated to the quantity of food given (ANOVA, $F_{1,4} = 10.080$, $p = 0.034$) and was independent of the individual or the trial. Approximate given densities (g WM), calculated by subtracting the quantity not given and the quantity regurgitated to the initially prepared quantity are represented in Table 6. The faeces collection was started at the appearance of the first solid faeces and was thereafter done each hour the first day and every two hours the second day. Each day was separated by a night period of 8h without faeces collection (Hilton *et al.*, 2000). Faeces were collected with a plastic spatula and water from a squirt bottle. Faeces were put in labelled glass or plastic vials and directly dried to constant mass at 60°C. Faeces were weighed after drying allowing for estimation of mass excreted for each collecting time for five birds (because of cage configuration) and of total faeces production for all birds. The experimental protocol was done in compliance with the principles of the Guide to Care and Use of Laboratory Animals and approved by the Canadian Council on Animal Care of the University of Quebec at Rimouski and of the MLI (CPA 52-13-115).

Table 6 : Randomly predetermined meal treatments with three mussel types given in varying quantities to our seven captive eiders during a pre-trial and four consecutive trials.

Trial	M Red	M Purple	F Blue	F Yellow	F Rien	F Pink	F Orange
Pre-trial	Int 35	X	Aqua 35	Int 35	Int 20	Int 20	Aqua 35
Trial 2	X	Int 35	Int 20	Aqua 35	Aqua 35	Int 35	Int 20
Trial 3	Aqua 35	Int 20	Int 35	Aqua 35	Int 35	Int 35	Int 35
Trial 4	Int 20	Aqua 35	Aqua 35	Int 20	Aqua 35	Aqua 35	Int 35
Trial 5	Int 35	Int 20	Aqua 35	Int 35	Int 20	Int 20	Aqua 35

Pre-trial was not used in data analysis
X: Pellet attempt, not used in analysis
Aqua 35: Cultivated mussels ~35 mm
Int 20: Intertidal mussels ~20 mm
Int 35: Intertidal mussels ~35 mm

Approximate quantity given:
 < 10 g 20 to 29 g
 10 to 19 g 30 to 39 g

3.2.4 Data analysis

Differences in mussels' flesh-to-shell ratio and energy content (kJ.g^{-1} WM) between mussel types (Aqua35, Int20, Int35) were analyzed with ANOVA and HSD Tukey tests. In order to meet normality and homogeneity of variances, energy content (kJ.prey^{-1}) was square root transformed. Concerning crushing resistance (N), an ANCOVA was done on all log-transformed crushing resistances (total of 445 mussels), considering the interaction between mussel length as a continuous variable and mussel provenance (aquaculture versus intertidal). Moreover, 34 mussels for the Aqua35 category (mean size \pm SD = 34.5 ± 2.7); 123 mussels for the Int20 category (mean size \pm SD = 20.0 ± 2.9); and 113 mussels for the Int35 category (mean size \pm SD = 33.8 ± 2.5) were used to estimate mean crushing resistance for the mussel

categories used in the digestion experiment. Comparisons of log-transformed crushing resistance between mussel categories were then done with ANOVA. In both analyses, sampling sites and months were considered as random factors.

Transit time (TT, in hours), i.e. the internal interval between the occurrence of forced meal and the occurrence of the first solid faeces, was estimated by monitoring faeces' production every thirty minutes during the first hours following the force-feeding. TT was estimated for all trials except trial 2, because the monitoring was not done correctly for this trial.

Mean retention time (MRT, in hours) was calculated as:

$$MRT = \sum_{i=1}^n m_i \cdot t_i / \sum_{i=1}^n m_i$$

where m_i is the amount of dry excreta (g) produced in the i th time interval, and t_i is the number of hours since the force-feeding (Hilton *et al.*, 2000; Jackson, 1992). Since the time period over which MRT are calculated affects their absolute value, MRT in this experiment was calculated for a 24 and 46 hours total time intervals (Hilton *et al.*, 1998).

Apparent metabolizable energy coefficient (MEC*, in %) was calculated as:

$$MEC^* = [(GE_i Q_i - GE_e Q_e) / GE_i Q_i] \times 100$$

where GE_i and GE_e are respectively the gross energy content of the food (intake) and of the excreta (kJ) and where Q_i and Q_e equal respectively the total quantity of food ingested and excreted (g) (Karasov, 1990). GE_i was estimated from our measurements of mussel energy contents. We also performed calorimetric measures from pooled and homogenized collected dry faeces to estimate GE_e . We performed triplicates of energy content from each total faeces production and the obtained means were used in this calculation.

Differences in TT, MRT and MEC* between mussel types were analyzed with linear mixed-effect models and post-hoc Tukey tests, considering trials and individual identity as random factors.

We represented faeces excretion through time since ingestion. However, as the initial mass of food given was not equal for all force-feeding, we divided each measure of dry mass excretion (g Dry Mass) by the initial total wet mass of food given (g Wet Mass). We first fitted the coefficient according to hours spent since feeding in a non-linear Michaelis-Menten fit ($Y = a.X / (b + X)$) and estimated “a” and “b” coefficients and their 95% confident intervals (nlme and nlrwr package in R) (Pinheiro *et al.*, 2013; Ritz and Streibig, 2008). We also log-transformed hours spent since feeding for linearization purposes and analyzed effects of mussel types, time since feeding and their interaction on mass excretion with linear mixed-effect models considering trials and individual identity as random factors.

All statistical analysis were performed with R, v.2.15.0 (R Development Core Team, 2013). All p-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level. When necessary, conditions of normality and homogeneity of variances were tested graphically and with Shapiro-Wilk normality test and Bartlett test of homogeneity of variances.

3.3 RESULTS

3.3.1 Mussel characteristics

Flesh-to-shell ratios were significantly different between mussel types ($F_{2,41} = 67.330$, $p < 0.001$), with ratios for Aqua35 about double the ratio for Int20 and Int35 ($p < 0.001$). Ratios for Int20 and Int35 were not significantly different from each other ($p = 0.300$) (Table 7).

Energy contents were significantly different between mussel types ($F_{2,36} = 32.580$, $p < 0.001$), with energy content for Aqua35 significantly higher than energy contents for Int20 and Int35 ($p < 0.001$). Energy contents for Int20 and Int35 were not significantly different from each other ($p = 0.266$) (Table 7).

The relationship between crushing resistance and size was different between intertidal and cultivated mussels ($F_{1,428} = 13.591$, $p < 0.001$), with a crushing resistance increasing more quickly with size in intertidal mussels than in cultivated mussels (Figure 7). Moreover, mussel crushing resistance varied significantly with mussel type ($F_{2,254} = 153.7605$, $p < 0.001$), with crushing resistance of Int20, about half that of Int35 ($p < 0.001$). Crushing resistance of Aqua35 was intermediate between crushing resistance of Int20 ($p = 0.425$) and Int35 mussels ($p = 0.074$) (Table 7).

Table 7 : Mean (\pm SD) tissue-to-shell ratios, energy contents and crushing resistance of different mussel types

Mussel type	Flesh-to-shell ratio	Energy content (kJ per gWM)	Crushing resistance (N)
Aqua35	0.193 ± 0.031 (a)	1.554 ± 0.186 (a)	103.099 ± 45.853 (a, b)
Int20	0.101 ± 0.030 (b)	1.055 ± 0.272 (b)	65.606 ± 35.736 (a)
Int35	0.085 ± 0.020 (b)	0.918 ± 0.187 (b)	151.220 ± 48.796 (b)

Note: Significant differences ($p < 0.05$): a \neq b. Aqua35 ($n = 15$), Int20 ($n = 14$), Int35 ($n = 15$) except for crushing resistance where Aqua35 ($n = 34$), Int20 ($n = 123$), Int35 ($n = 113$)

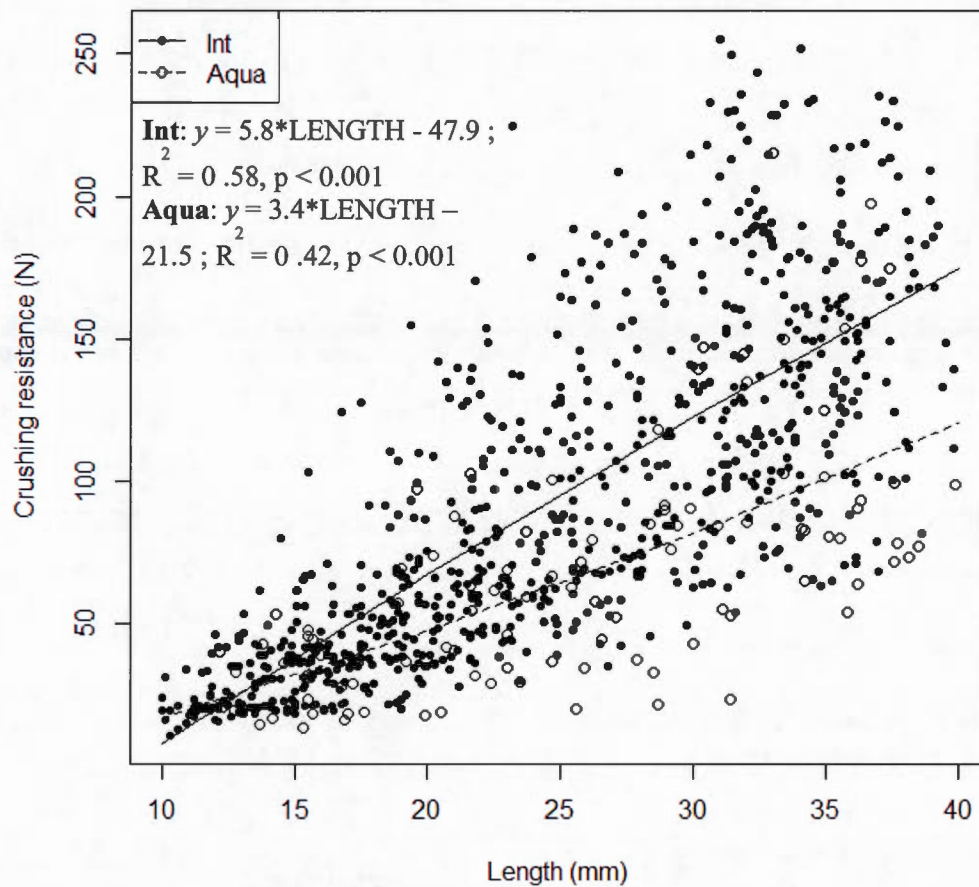


Figure 7 : Relationship between mussel crushing resistance and mussel length for intertidal and cultivated mussels.

3.3.2 Digestion experiment

There was no significant effect of mussel type on transit time ($F_{2,12} = 2.292$, $p = 0.144$), or on MEC* ($F_{2,18} = 2.463$, $p = 0.113$), but a tendency was observable with 10% lower MEC* for cultivated mussels compared to intertidal mussels (Table 8). Retention times did not vary significantly with mussel type whatever the total collection duration, but were close to a significant level for both MRT 24 and 46

(**24h**: $F_{2,12} = 3.138$, $p = 0.080$; **46h**: $F_{2,12} = 3.015$, $p = 0.087$). Indeed, comparisons between Aqua35 and Int35 for MRT 24 and MRT 46 were significant (HSD Tukey test, **MRT 24**: $p = 0.039$; **MRT 46**: $p = 0.038$) (Table 8).

Table 8 : Mean (\pm SD) transit time, apparent metabolizable energy coefficient (MEC*) and retention time at different total collection durations from feeding of seven captive Common eiders fed with different mussel types and for four trials pooled.

Mussel type	Transit time (h)	MEC* (%)	Retention Time (h)	
			Total collection durations	
			24h	46h
Aqua35	1.769 ± 0.559	53.481 ± 25.573	10.438 ± 0.554 (a)	19.994 ± 0.881 (a)
Int20	2.135 ± 0.432	62.869 ± 16.287	10.857 ± 0.522 (a,b)	21.283 ± 1.376 (a,b)
Int35	2.126 ± 0.777	62.308 ± 13.116	11.421 ± 1.057 (b)	22.177 ± 2.280 (b)

Note: For each mussel type, $n = 8$ to 10 for transit time; $n = 8$ to 10 for MEC*; $n = 6$ to 7 for retention time. Significant differences ($p < 0.05$): a \neq b.

Coefficient excreted/total ingestion varied significantly with hours since feeding ($F_{1,401} = 1840.085$, $p < 0.001$) and the interaction between hours since feeding and mussel type ($F_{2,401} = 9.865$, $p < 0.001$) but not with mussel type alone ($F_{2,12} = 0.558$, $p = 0.586$). Indeed, when representing excretion according to time since feeding, for the three mussel types, we see that the excretion is faster for Aqua35 than for Int35, and that Int20 is intermediate (Figure 8). Table 9 shows coefficient estimations and confident intervals for the different mussel types when the coefficient and the hours since feeding are fit with a non-linear Michaelis-Menten equation. Asymptotes ("a") of the different mussel types are very similar, while "b" coefficients varied greatly between mussel types. Similar asymptotes means that total quantities excreted are equivalent between mussel types, but different "b" coefficients shows that excretion

speed is not the same between mussel types, with faster excretion for Aqua35 mussels compared to Int20 mussels and Int35 mussels.

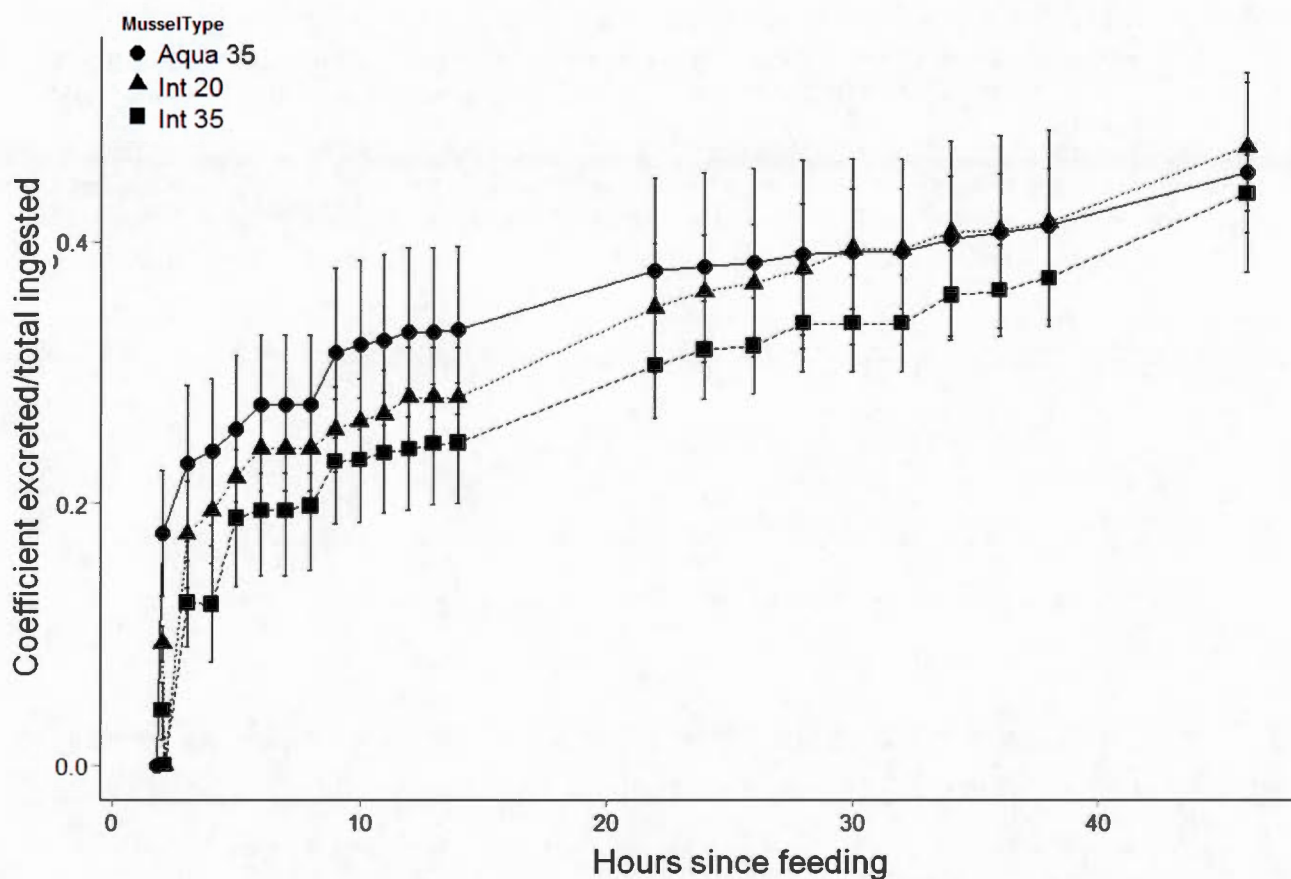


Figure 8 : Mean coefficients (\pm SD) of cumulated excretion (g dry mass) divided by the total quantity of mussels ingested (g wet mass), according to hours since feeding

Table 9 : Estimates and 95 % confidence intervals of “*a*” and “*b*” from non-linear Michaelis-Menten fit of the coefficients of cumulated excretion according to hours since feeding for five captive Common eiders fed with different mussel types with four trials combined.

	Estimates	Confidence interval (95 %)
<u>Coefficient “<i>a</i>”</u>		
Aqua35	0.445	[0.387 ; 0.519]
Int20	0.492	[0.437 ; 0.561]
Int35	0.468	[0.403 ; 0.557]
<u>Coefficient “<i>b</i>”</u>		
Aqua35	3.778	[1.780 ; 6.942]
Int20	7.798	[5.187 ; 11.512]
Int35	10.339	[6.537 ; 16.314]

3.4 DISCUSSION

Cultivated (35 mm) and small (25 mm) wild intertidal mussels were of better quality, with higher energy content and less resistant shells. These mussel characteristics allowed faster digestive processes for an equal digestibility compared to large (35 mm) intertidal mussels. Thus, knowing that these mussels are preferred by sea ducks (chapter II), it seems that prey selection behaviors and digestion processes are closely connected in these highly digestive constrained predators.

Mussels in our experiment varied in their flesh-to-shell ratio, crushing resistance and energy content according to size and habitat. Small mussels had lower crushing resistance than large mussels and cultivated mussels had a higher flesh-to-shell ratio and energy density, and an intermediate crushing resistance compared to intertidal mussels. This is consistent with other studies comparing mussels’ characteristics

according to size or habitat (chapter II) (Aldrich and Crowley, 1986; Bustnes, 1998; Kirk *et al.*, 2007; Varennes *et al.*, 2015b).

These variations in mussels' characteristics, and hence quality, explain sea ducks' preferences for certain mussel types, generally small mussels (10-20 mm) and cultivated mussels (chapter II) (Bustnes, 1998; Hamilton *et al.*, 1999; Varennes *et al.*, 2015b). Our experiment showed that cultivated mussels, because of their lower shell crushing resistance and higher energy content and flesh-to-shell ratio, allowed faster digestive processes for an approximately equal digestibility. Indeed, the excretion curve of cultivated mussels showed that faeces production was faster for this mussel type, indicating that the gut was emptied more rapidly with cultivated mussels than with intertidal mussels; in addition, cultivated mussels allowed shorter mean retention time than intertidal mussels of the same size. Generally, lower MRT lead to lower digestibility, but it was not the case in our study. Hence foraging on cultivated mussels allowed a faster digestion with an approximately equivalent level of energy acquisition. According to these results, selection of cultivated mussels over intertidal mussel should increase the foraging profitability, i.e. ratio between prey energy content and time spent obtaining it, including ingestion and digestion processes (Stephens *et al.*, 2007; Whelan and Brown, 2005). Concerning the effect of mussel sizes on digestion, there was a trend toward faster digestion for small intertidal mussels compared to large ones, but it was not significant. It is possible that our sample size was too small to highlight significant differences, or that differences in mussels characteristics for the tested sizes were not large enough to appear through eiders' digestive processes. Hence, effects of mussel size on digestion need to be further addressed in order to clarify the importance of prey size in digestion processes.

We found here that transit time for mussels averaged 2 hours. We found only two other studies focusing on ducks digesting mussels (Grandy, 1972; Swennen, 1976). The first study was on black ducks, from which digestive tracts were dissected at

different durations after a corn or a mussel meal, to see the digestive progress (Grandy 1972). The author found that it took approximately 45 minutes to digest and pass the mussels through the digestive tract. It is far less from what we found in our experiment. However, in his study, amount, size and provenance of mussels were unknown. Moreover, black ducks were able to eat continuously for specific periods, while in our experiment it was only one meal. Indeed, continuous foraging creates a flow of food in the gut which may help digestion of preceding food by pushing forward gut content and impacting on gut motility (Afik and Karasov, 1995). The other study was on captive Common eiders ($n = 3$) feeding also continuously on different prey, including mussels, and was based on observation of color differences of the exoskeletons in the faeces (Guillemette, 1994; Swennen, 1976). Swennen (1976) estimated transit time for mussel prey at approximately 62.5 min, which is half of what we found. When comparing with other predator-prey systems, we found that, for equivalent digestibility, MRT were longer in our study (MRT ~ 10 h) than for other sea birds eating various fish species (MRT ~ 2 to 6h or 6 to 10h) or than for herbivorous barnacle geese eating grass (MRT ~ 2 to 8h) (Hilton *et al.*, 2000; Hilton *et al.*, 1998; Prop and Vulink, 1992). Comparable digestion experiments were done on captive Common eiders, but with different species of clams (*Nuculana radiata* and *Macoma calcaria*) (Richman and Lovvorn, 2003). Energy content of clams was comparable with our mussels, but the crushing resistance was far lower than our mussels (2 to 70 N compared to 60 to 150 N for mussels). Concerning digestive efficiencies of Common eiders foraging on clams, MEC* was comparable (approximately 55-60%) although MRT was lower when foraging on clams than on mussels, i.e. 6-7h compared to about 10h in our experiment. One explanation is that, because of the stronger mussel shell, eiders need longer retention time when foraging on mussels compared to clams in order to obtain similar metabolizable energy. Comparatively, MRT of different seabird species (procellariiformes, sulids and penguins) fed with prawn were longer than MRT with pilchard or squid (Jackson, 1992), demonstrating the possible effect of exoskeleton on digestion duration.

Knowing that digestion duration is high for sea ducks foraging on mussels, we can confirm that a strong digestive bottleneck may occur in this case, explaining their need to rest and digest between foraging bouts in order to let their digestive system clear at least part of their gut for subsequent feeding.

Results of this study coupled with results of chapter II confirm that sea ducks have strong foraging advantages, either on ingestion or digestion processes, in selecting cultivated over wild intertidal mussels. Those advantages may explain, at least partly, the large occurrence of sea duck depredation in mussel farms and the substantial production losses. Indeed, sea ducks' depredation in mussel farms is a widespread problem and represents an important economic loss among mussel growers worldwide (Dunthorn, 1971; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). Depredation problems often occur in spring and autumn when sea ducks have to rapidly build up their body reserves by ingesting large amounts of food (i.e. hyperphagia) (Guillemette, 2001). Hence, according to our results, increasing of body reserves should be more effective when foraging on cultivated mussels than intertidal ones.

This study is the first to show the benefit of prey selection for digestion processes of sea ducks when foraging on cultivated and small mussels. These results are particularly critical for this group of benthic predators that ingest their prey whole, leading to great digestive limitations. Hence, digestion is, in this case, an important process that needs to be considered in foraging theory, because limitations in foraging profitability do not necessarily concern only the ingestion process as it has often been presumed (see general conclusion for more details). Hence further studies need to address in what extend digestion may be a limitation of foraging profitability.

CHAPITRE IV

ON THE ENERGY RETURN OF DEPREDATION: THE CASE OF SEA DUCKS FORAGING ON ARTIFICIAL AND WILD SHELLFISH HABITATS

Elisabeth Varennes¹, John C. Bonardelli², Sveinn A. Hanssen³, Magella Guillemette¹

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

² Norwegian Institute for Nature Research, Fram Centre, Norway

³ Shellfish Solutions AS, Norway

RÉSUMÉ

La déprédation aviaire, c.-à-d. l'attraction des oiseaux pour les cultures humaines, est courante dans l'agriculture et l'aquaculture et cause d'importantes pertes de production aux impacts économiques dramatiques. Les canards de mer sont connus pour s'alimenter dans les mytilicultures, mais ce cas de déprédation est singulier car la mytiliculture est généralement réalisée près de populations de moules sauvages. Notre but a été de mieux comprendre les décisions d'alimentation des canards de mer et leur abondance épisodique dans les mytilicultures, ainsi que d'estimer les pertes directes et indirectes causées par les canards, le tout en utilisant trois méthodes de modélisation différentes. Avec des eiders à duvet captifs en conditions contrôlées, nous avons quantifié les taux d'acquisition et les rendements énergétiques nets journaliers lors de leur alimentation sur des installations expérimentales recréant les habitats artificiels (boudin de type collecteur) et sauvages (plaques de fond). Les eiders étaient très efficaces dans leur alimentation sur les collecteurs, pouvant individuellement ingérer et décrocher jusqu'à 5.8 Kg de moules (~ 20 mm de long) par jour, ce qui confirme les dégâts dont ils sont capables dans les mytilicultures. Les habitats artificiels et naturels n'étaient pas équivalents en termes de rendement énergétique net quotidien, dépendamment de l'abondance, de la distribution de taille et de la densité énergétique des moules. Les collecteurs étaient les plus profitables et permettaient un gain de masse corporelle quand la densité énergétique relative des moules de culture étaient plus élevée ou égale de celle des moules intertidales. Cependant, les collecteurs étaient moins profitables que les plaques intertidales de bonne qualité quand la densité énergétique relative était inversée. Les plaques intertidales de mauvaise qualité entraînaient toujours un équilibre énergétique négatif. L'alimentation dans les fermes de moules semblent donc généralement la meilleure option pour les canards de mer qui construisent des réserves énergétiques en préparation à la reproduction ou la migration. Ainsi, étant donné que la qualité relative des habitats sauvages peut varier au sein et entre les années, les canards de

mer en migration peuvent être poussés à prendre avantage des mytilicultures quand les bancs naturels sont de qualité médiocre. Donc, nous concluons sur le fait que les rendements énergétiques autant des populations de proies artificielles que de proies sauvages devraient être considérés afin de réduire l'intensité de déprédation. Finalement, nous suggérons des mesures afin de diminuer la profitabilité des aquacultures pour les canards de mer.

ABSTRACT

Avian depredation, i.e. the consumption by birds of human's crops, is common in agriculture and aquaculture, causing important production losses with associated economic impact. Sea ducks are known to forage in mussel farms, but this case of depredation is unusual as mussel aquaculture is generally done close to extensive populations of wild mussels. In this paper, we aimed at a better understanding of sea duck's foraging decisions and their episodic abundance in mussel farms together with estimates of direct and indirect losses, using three different modeling methods. With captive Common eiders in controlled conditions, we quantified intake rates and daily net energy yields when foraging in experimental set-ups recreating artificial (collector-type ropes) and wild (bottom tiles) habitats. Eiders were very efficient in their foraging on collector-ropes, individually ingesting and knocking off up to 5.8 Kg of ~20 mm mussels daily, illustrating the dramatic damages they can cause in mussel farms. Artificial and natural habitats were not equivalent in terms of daily net energy yield, depending on mussel abundance, size distribution and energy density. Collector ropes were more profitable and allowed body mass gain when relative energy density of cultivated mussels was higher or equal to that of intertidal mussels. However, ropes were less profitable than high quality intertidal tiles when the relative energy density was reversed. Low quality intertidal tiles always led to negative energy balance. Foraging in mussel farms seems generally to be the best option for sea ducks to build up body reserves in preparation for breeding or migration. Thus, given that the relative quality of wild habitats may vary within and between years, migrating sea ducks may be inclined to take advantage of mussel farms when natural beds are of low quality. Hence, we emphasize that the energy return of both wild and man-made prey populations should be considered in order to reduce depredation intensity. Finally, we suggest measures aiming at decreasing the profitability of aquacultures for sea ducks.

4.1 INTRODUCTION

There are many examples of interactions between humans and wild birds, and prominent among them is the consumption by birds of human's crops, called depredation. Indeed, the depredation of human crops by birds is probably as old as agriculture itself, and there are numerous cases across the world of birds feeding on cultured fruit, seed or grain (e.g. berries, rice, corn, sunflower) (Brugger and Nelms, 1991; Carlson *et al.*, 2013; Cummings *et al.*, 2011; De Grazio, 1978; Linz *et al.*, 2011; Tracey and Mary, 2007; Werner *et al.*, 2014). These depredation problems often create important losses in local food productions and may dramatically impact the economic yield of farming.

Aquaculture is an expanding industry worldwide and the installation of new aquaculture sites with accessible and high density food sources attracts indigenous avian species (Glahn and King, 2004; Glahn *et al.*, 1999; McKindsey *et al.*, 2006; Schramm *et al.*, 1987). For example, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*), is known to cause great damage in catfish aquaculture and other culture-based fish productions (Dorr *et al.*, 2012; Glahn and Brugger, 1995; Stickley *et al.*, 1992; Taylor and Dorr, 2003). Similarly, sea ducks (*Mergini*) are known to sporadically forage in mussel farms, leading to severe loss problems for owners (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Price and Nickum, 1995; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). The case of sea ducks is particularly challenging as mussel aquaculture is often implemented in marine habitats where extensive populations of wild mussels may also occur. Indeed, mussel aquaculture operates within the natural habitat, using wild mussel spat as initial seed, and therefore generally not far from wild mussel beds (Spencer, 2002). As such, the selection of prey between artificial (aquaculture) and natural (sublittoral and intertidal) habitats may be better understood through measurements of energy return, defined as the energy gained from feeding minus costs (see Methods). However, no studies have

compared the energy return for sea ducks associated with wild mussel beds and aquaculture sites (but see Kirk *et al.*, 2007 a), although such information would contribute to better understanding of depredation problems and may help growers to mitigate and reduce this important threat to mussel aquaculture by possibly predicting depredation intensity.

Mussels are the most frequent prey of sea ducks (Ouellet *et al.*, 2013) despite the fact they are of very poor quality, leading to important digestive constraints (chapter III) (Guillemette, 1994, 1998). For this reason, sea ducks generally prefer to feed on small sized mussels, because their flesh-to-shell ratios are more profitable compared to large ones (chapter II, III) (Bustnes, 1998; Bustnes and Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Guillemette *et al.*, 1992; Hamilton *et al.*, 1999). Moreover, there is evidence that the continual immersion of mussels on ropes in suspension culture leads to better growth rates and higher mussel quality (chapter II, III) (Kirk *et al.*, 2007; Lauzon-Guay *et al.*, 2005). Therefore, this may explain why small mussel-ropes (called collectors) are targeted by sea ducks (pers. obs.) (Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). However, sea ducks are able to forage on larger mussels, especially when smaller ones are no longer available, also causing damage to commercial sized mussel lines (Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989).

Generally, large flocks of sea ducks (hundreds of birds) forage in aquaculture sites in spring and autumn, on their migration route just before the breeding or the winter season (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000). Hence, they often use this opportunity to build up their body reserves for migration while they are foraging in mussel farms. To do so, they ingest considerable amounts of food in a limited amount of time, a state called hyperphagia (Guillemette, 2001; Guillemette *et al.*, 2012; Rigou and Guillemette, 2010). Sea ducks may totally deplete their preferred food (Guillemette and Larsen, 2002; Guillemette *et al.*, 1996; Larsen and Guillemette, 2000) as they are able to maintain maximum intake rates even at low densities

(chapter I). But, in depredation problems, it is always a challenge to estimate exactly the impact of avian predation on crop production (Peer *et al.*, 2003). Hence, although sea ducks seem to be the source of important losses in aquaculture sites, studies reporting sea duck depredation generally base their results on estimation of losses by growers or from field experimental ropes, assuming that all losses were due to sea ducks (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000). These methods may be highly variable, subjective and biased (Peer *et al.*, 2003) and do not discriminate losses due to other predators (sea stars, crabs) and environmental perturbations (fall-off due to storms events, strong currents or overcrowding) (Dunthorn, 1971; Elner, 1978; Fukuyama and Oliver, 1985; Lachance-Bernard *et al.*, 2010; Norberg and Tedengren, 1995; Smith and Jennings, 2000). Moreover, it is very difficult in field conditions to discriminate the proportion of lost mussels that are really ingested by sea ducks from those that are accidentally detached by their foraging activities (Galbraith, 1992).

In this paper, our aim was to better understand sea duck depredation and their episodic abundance in mussel farms together with estimates of their impact. To do so, we conducted experiments under controlled conditions with captive individuals. We recorded their behaviors while foraging on collector-type ropes and tiles lying at the bottom of a tank; recreating, respectively, artificial and wild habitats. Using two different modeling methods, we were able to estimate total losses and partition the quantity of fall-off mussels from the quantity really ingested by individuals. With a third modeling method, we also estimated the daily net energy yield based on energy densities of prey, foraging rates, digestibility and energy expenditure of Common eiders derived from previous studies conducted in captivity and in the wild. We used these data to compare the net energy return of feeding in wild and artificial habitats (ropes and tiles) and discuss management implications to reduce the problem of depredation in mussel aquaculture.

4.2 METHODS

4.2.1 Studied species and captive conditions

Common eider (*Somateria mollissima*) is a large molluscivorous sea duck species known to cause prey depletion in natural habitats (chapter I) (Guillemette and Larsen, 2002; Guillemette *et al.*, 1996; Larsen and Guillemette, 2000; Varennes *et al.*, 2015a) and in mussel farms (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000). We conducted foraging experiments on five hand-raised captive Common eiders, three females and two males. Our captive birds were kept at the Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, in an isolated and adapted room with two fiberglass tanks supplied with filtered sea water pumped from the St. Lawrence Estuary. Water temperature and salinity in tanks followed the natural variation of the estuary (approximate temperature range: -1.3 to 11.9°C ; approximate salinity range: 23.8 to 29.9‰). Full-spectrum artificial light followed the natural photoperiod, and room temperature was maintained between 15 and 19°C . Each tank comprised 2 sections: a pool (4 m wide \times 6 m long \times 1.5 m deep) and a loafing platform (1 \times 4 m) covered by rubber and plastic mesh mats.

4.2.2 Collector ropes

Mussel spat from artificial collectors were obtained from a mussel grower in Gaspé Bay, Québec, Canada. Mean size (\pm SD) of used mussels were of 23.1 ± 3.4 mm, estimated from a subsample of 31 mussels. Mussel ropes were made manually using a conventional socking method with fuzzy rope and biodegradable cotton sock (SODIM, 2005). After socking, ropes were completely submerged in small tanks (90 x 45 x 34 cm, with 4 ropes in each tanks) supplied by raw sea water pumped from the

St. Lawrence Estuary (flow rates in tanks: 5 to 10 L.min⁻¹). They were maintained this way for more than one month, until the cotton sock was almost completely degraded and mussels were naturally attached on the rope. Mean mussel attachment on rope (\pm SD) was of 1.12 ± 0.95 N, estimated with a dynamometer fixed (Quantrol by Dillon, AFG 250N) on a tripod allowing for vertically rising movement from a randomly chosen subsample of 31 mussels (Lachance *et al.*, 2008). This is low mussel attachment strength compared to wild conditions (5 N in average) (Kirk *et al.*, 2007). However, our attachment strengths should recreate the ones found during elevated water temperature conditions or during mussel gamete production (Carrington, 2002; Lachance *et al.*, 2008; Moeser and Carrington, 2006), that is between spring to fall when sea duck depredation problems occur in mussel farms (Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000). Nevertheless, because of this attachment strength, we consider our estimate as a maximum fall-off possible due to sea duck foraging activity.

Fuzzy rope sections were of 1 m but socking was done only on a 50-cm section to fit vertically in the experimental tank. Moreover, mussel ropes were placed low enough underwater to force eiders to dive in order to reach the mussels. A load was attached to the lower part of the rope to maintain it underwater despite mussel depletion due to duck feeding. Mean initial mass of mussels on 50 cm-collectors (mean \pm SD excluding rope and load = 600 ± 53 g) was not different between individuals' sessions (ANOVA: $F_{3,4} = 0.547$, $p = 0.676$).

A system for fall-off mussel recovery was installed under the experimental rope (Figure 9). A wooden tray (0.6 m wide x 1.1 m long x 7.6 cm deep) designed for previous diving experiments (chapter I, II), was put at the bottom of the tank with a pulley system. The tray was covered with a wire fencing material of 1-inch square mesh, allowing most of mussels to get through and be protected from duck's foraging. Estimations of fall-off mussels were done for each experimental session by weighing the recovered mussels from the tray. However, mussels that fell outside the

tray or stayed on the wire mesh and were eaten have not been taken into account in fall-off estimations.

4.2.3 Experimental procedure

All the experimental sessions were done with one bird at a time in the experimental tank, allowing measurement of individual foraging behavior. However, to reduce stress and encourage the bird to dive, a female-like decoy duck was placed on the surface of the experimental tank with the tested bird. Tested bird order was determined randomly. Each bird went through two experimental trials, with one rope each time, allowing repeated measures.

The tested bird was put in the experimental tank at least one day before the experiment. It had access to *ad libitum* food and fresh water during this habituation period. Food was removed approximately 12h before the start of each experimental session to motivate the bird to dive and feed during the experiment. Birds were acclimated to the set-up and procedure before the experiment.

All experimental sessions were videotaped with surface and underwater cameras, and video sequences were analyzed by the same observer (EV) with the behavioral recording software JWatcher V1.0. We measured the bottom time, i.e. time spent underwater directly foraging on the rope, namely when the bill of the studied individual touched the mussel rope or when a bird was foraging on a tile lying at the bottom of the tank (see below). We also recorded the experimental session duration, defined as the time interval from the moment the rope was put in the tank to the moment it was removed.

During each experimental session, the entire mussel rope was weighed: (1) at the beginning of the session, to obtain the initial mass of collectors; (2) several times

during the session, to monitor loss through time; (3) at the end of the session with the remaining non-eaten mussels; and (4) after removing the few mussels remaining in order to have the mass of the rope and load without any mussels. This latter measure (roughly 350 g) was subtracted from all the other masses; hence all masses given from now on are expressed without the rope and load mass. We also subtracted fall-off mass to total fresh mass lost to estimate ingested mass of mussels for each session. Weight measurements were always done in the same way, with a spring scale, after a 1-min draining of the rope. Sessions lasted until most mussels were removed, simulating complete depletion.

During data analysis, one of the five individuals (MP) was clearly different from the others, spending significantly more time underwater to ingest the same quantity of mussels and leading to significantly lower intake rates than other individuals. We believe this individual lacked motivation to forage or was stressed by the experimental procedure. For example, MP took more time than others to approach the rope during the experiment and showed pacing behavior, which can be an indication of stress in captive animals (Morgan and Tromborg, 2007). Hence, we choose to remove MP from the analysis and present all results with four individuals instead of five. Neither the bottom times (mean \pm SD = 3.869 ± 0.860 min), the total lost mass (g WM), the ingested mass (g WM), nor the fall-off mass of mussels (g WM) varied significantly between individuals (ANOVA, respectively $F_{3,4} = 2.636$, $p = 0.186$; $F_{3,4} = 0.585$, $p = 0.066$; $F_{3,4} = 0.756$, $p = 0.574$; $F_{3,4} = 2.941$, $p = 0.162$), meaning that all four individuals were consistent when foraging on collector ropes (see mean values in Figure 10).

The total session duration (mean \pm SD = 3.24 ± 1.58 h) as well as the mean mass of mussels remaining on collectors at the end of each session (mean \pm SD excluding rope and load = 145 ± 78 g) were not different between individuals and between sessions (respectively: KW: $\chi^2 = 6.747$, $df = 3$, $p = 0.080$; ANOVA: $F_{3,4} = 0.242$, $p =$

0.864), indicating consistency in the experimental procedure between experimental sessions.

4.2.4 Predictive modelling

Models' parameters

We established three different models using parameters from the literature or directly measured in experimentally recreated habitats either during this study on ropes or from a previous study (chapter II).

We used mean **intake rates** (IR, g Wet Mass.min⁻¹ Bottom Time) \pm SD estimated from the captive eiders put in different experimentally recreated habitats (Table 10). First we used IR of the four captive eiders foraging on collector ropes with cultivated mussels of approximately 20 mm as described above (called Aquaculture rope or **Aqua rope** hereafter). Mussel abundance on ropes was approximately 1 200 g WM.m⁻¹ of rope. Second, we used IR from foraging experiments on tiles where the four individuals had access to different sizes (from 10 to 30 mm in length) of intertidal mussels mixed on a single tile, recreating a natural mussel bed. We used only the IR of the small size category (10 to 20 mm), to be consistent with the foraging experiment on rope and because this is the size category birds generally select when foraging in a mussel bed (chapter II) (Bustnes, 1998; Bustnes and Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999). There were two treatments of size abundance: the intertidal high abundance (**Int HA**) and the intertidal low abundance (**Int LA**). Mussel abundances of the small size category were approximately 4 432 g WM.m⁻² in Int HA habitat and 1 094 g WM.m⁻² in Int LA habitat, both mixed among other sizes, for a total biomass of respectively 13 296 g WM.m⁻² and 13 517 g WM.m⁻² (see Table 3 in chapter II). In the foraging experiment on tiles, we expressed intake rates as numbers of mussels ingested per

minute bottom time. We then converted these into fresh mass of mussel ingested (g) according to minute of bottom time, taking 1.3 g WM as the mass of one mussel of ~ 20 mm (estimated from a subsample of mussels used in this foraging experiment on rope). Hence, in both experiments, intake rates are expressed with biomass because it is a metric often used in aquaculture and habitat managements. We used IR of the same four individuals, and two trials per individual were done in each habitat situation.

We also used mean **daily bottom time** (DBT, min) \pm SD estimated by Rigou and Guillemette (2010). In their study, they continuously monitored diving behavior of 5 wild female Common eiders for a full year, using data loggers that record hydrostatic pressure in relation to time. The average DBT was quantified for each individual from the first day on the water, after hatching eggs, to laying the first egg one year later. Thus, these data include periods of high and low foraging effort and averaged $47.7 \pm$ (SD) 14.4 min, which was considered in the model as a normal foraging effort.

Mussel types (intertidal or cultivated mussels) were different according to the considered habitat; hence the **energy density of mussels** (ED, kJ.g^{-1} WM) could differ between the two types. Further, there is a lot of variation reported about the energy density of mussels in the literature (Cusson and Bourget, 2005; Lemaire *et al.*, 2006; Thompson, 1984), which is most probably related to the size or the reproductive state of the mussels being measured. To illustrate the effect of this important parameter in the model, we established three scenarios when (1) ED of aquaculture mussels is higher than ED of intertidal mussels ($\text{ED}_a > \text{ED}_i$); (2) ED of aquaculture mussels is equivalent to ED of intertidal mussels ($\text{ED}_a = \text{ED}_i$); (3) ED of aquaculture mussels is lower than ED of intertidal mussels ($\text{ED}_a < \text{ED}_i$). Values of mussels' ED (see Table 10) were based on measurements from the literature and personal observations (Guillemette *et al.*, 1992; Kirk *et al.*, 2007; Labarta *et al.*, 1997).

Metabolizable energy coefficient (MEC) represents the percentage of energy that is assimilated by an individual. Value of MEC was used as a constant in the model (Table 10), because MEC estimated from a previous study using the same individuals were similar when the two different mussel types were compared (chapter III).

Daily energy expenditure (DEE, kJ) was also considered as a constant of 972 kJ.kg^{-1} (Guillemette *et al.*, 2012). In order to obtain mass-specific DEE, Guillemette *et al.* (2012) summed the mass-specific metabolic rates obtained from heart rates of birds while flying, feeding and being inactive. They found that DEE was strikingly similar during the period before (hyperphagia) and after migration was compared. We used 1.733 Kg as a mean body mass (derived from our experimental birds) to convert mass-specific metabolic rates into absolute DEE.

Table 10 : Parameters and their value (mean \pm SD) or range (min-max) used in the model to produce predicted daily net energy yields for captive eiders foraging on small mussels in different experimentally recreated cultivated and intertidal mussel habitats considering different scenarios of relative mussel energy densities.

Model parameters	Value or range
Intake rate ^a (IR, g WM.min ⁻¹ BT)	
Aqua Rope	86 \pm 13
Int HA	64 \pm 26
Int LA	28 \pm 16
Daily bottom time ^b (DBT, min)	47.7 \pm 14.4
Energy density of mussels (with shell) (ED, kJ.g ⁻¹ WM)	
Scenario 1: ED _a > ED _i	ED _a = 1.5 \pm 30% > ED _i = 0.5 \pm 30%
Scenario 2: ED _a = ED _i	ED _a = ED _i = 1 \pm 30%
Scenario 3: ED _a < ED _i	ED _a = 0.5 \pm 30% < ED _i = 1.5 \pm 30%
Metabolizable energy coefficient ^c (MEC)	0.6
Daily energy expenditure ^b (DEE, kJ)	1684.476
<i>With DEE = 972 (kJ.kg⁻¹) x mass, mass = 1.733 kg</i>	

^a From chapter II

^b From Guillemette *et al.* (2012)

^c From chapter III

Presentation of the three used models

Net foraging profitabilities of the different habitats were considered through **daily net energy yield** (DNEY, kJ) estimated from the following expression:

$$\text{DNEY} = (\text{IR} \times \text{DBT} \times \text{ED} \times \text{MEC}) - \text{DEE}$$

Estimations of DNEY allow to compare different foraging habitats, in this case artificial habitat of mussel ropes and natural intertidal habitats, and to conclude about their respective suitability for seaducks to achieve their energy balance. Indeed, positive and negative values of DNEY indicate respectively a gain and a loss of body mass for the ducks. We generated 200 predicted DNEY from this equation for each recreated habitat, using the statistical method of Latin Hypercube sampling (*pse* package in R), which creates a sample of plausible range of the considered parameters (Chalom and Prado, 2012, 2014; R Development Core Team, 2013). Differences in predicted DNEY between the different habitats (Aqua Rope, Int HA, Int LA), in each ED scenario, was tested using ANOVA and Post-Hoc Tukey tests on transformed DNEY. A constant was added to DNEY in order to obtain positive values and, because data were right skewed, the cube root of positive DNEY was used for statistical analysis. Moreover, because positive or negative DNEY have different biological significance for eiders (gain or loss of body mass), 95% confident intervals of non-transformed DNEY was estimated and significant differences from zero were tested with Student's t-tests for each habitat, in each ED scenario.

We used two other independent modelling methods to estimate losses caused by Common eiders on mussel farms, through gross food consumed daily. We first used a **bioenergetic model** assuming that birds were under energy balance (constant body mass). This model assumed that:

$$\text{Daily food consumed (kg WM)} = \text{DEE} / (\text{ED}_a \times \text{MEC})$$

Finally, predictions of the bioenergetic model were compared to independent and **direct measurements** of possible losses using the data of the measured intake rates for the four captive individuals foraging on mussel collectors (mean \pm SD = 85.6 \pm 13.3 g WM.min⁻¹ BT) multiplied by the annual average (47.66 min) of daily bottom time for five wild individuals (Rigou and Guillemette, 2010).

$$\text{Daily food consumed (kg WM)} = \text{IR} \times \text{DBT}$$

We also used knock-off rates (mean \pm SD = 35.05 \pm 17.53 g WM.min⁻¹ BT) to estimate indirect daily losses from fall-off caused by foraging of an individual, and used the sum of both direct and indirect losses to estimate total losses.

Finally, using the last direct estimation method, we calculated daily total losses caused by a small (100 individuals) and a large (800 individuals) eider flock in a traditional Quebec mussel farm, in terms of **meters of collectors lost**, using a mussel biomass on collector rope of 2.0 Kg WM.m⁻¹ (with mussels of ~20 mm) (SODIM, 2005); and **number of collector longlines depredated**, when one collector longline is composed of 800 m of collector ropes (SODIM, 2005). Finally, we predicted the **number of days** necessary for both hypothetical flock sizes to completely deplete all the collector longlines of a mussel farm, taking as an example the aquaculture enterprise, Moules de Gaspé Inc., in Gaspé Bay, Qc, Canada, which possesses 30 collector longlines among a total of 200 longlines (J. Dufresnes pers. comm.).

All statistical analysis and model constructions were performed with R, v.2.15.0 (R Development Core Team, 2013). P-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level and conditions of normality and homogeneity of variances were tested when needed graphically and with Shapiro-Wilk normality test and Bartlett test of homogeneity of variances.

4.3 RESULTS

4.3.1 Foraging on collector ropes

Eiders foraged actively on ropes. Their foraging behaviors in captivity were comparable to foraging behaviors of birds in the wild. Sea ducks usually make a

series of dives to the food source, interspaced by short pauses at the surface, all comprising a feeding bout that allows the bird to progressively fill the gut (Guillemette *et al.*, 1992). When foraging on ropes, they started foraging on the upper part and then progressively moved down on the collector rope (Figure 9). As expected, the mass of mussels remaining on rope at the end of sessions was significantly different from the initial mass of mussels on the rope (ANOVA: $F_{1,14} = 184.460$, $p < 0.001$) (Figure 10). Indeed, the total amount of fall-off (mean \pm SD = 121 ± 43 g) and consumed mussels (mean \pm SD = 303 ± 87 g) represents 76 % of mussels initially present. The fresh mass of mussels ingested was significantly greater than the fresh mass of fall-off mussels (ANOVA: $F_{1,14} = 42.822$, $p < 0.001$) (Figure 10).

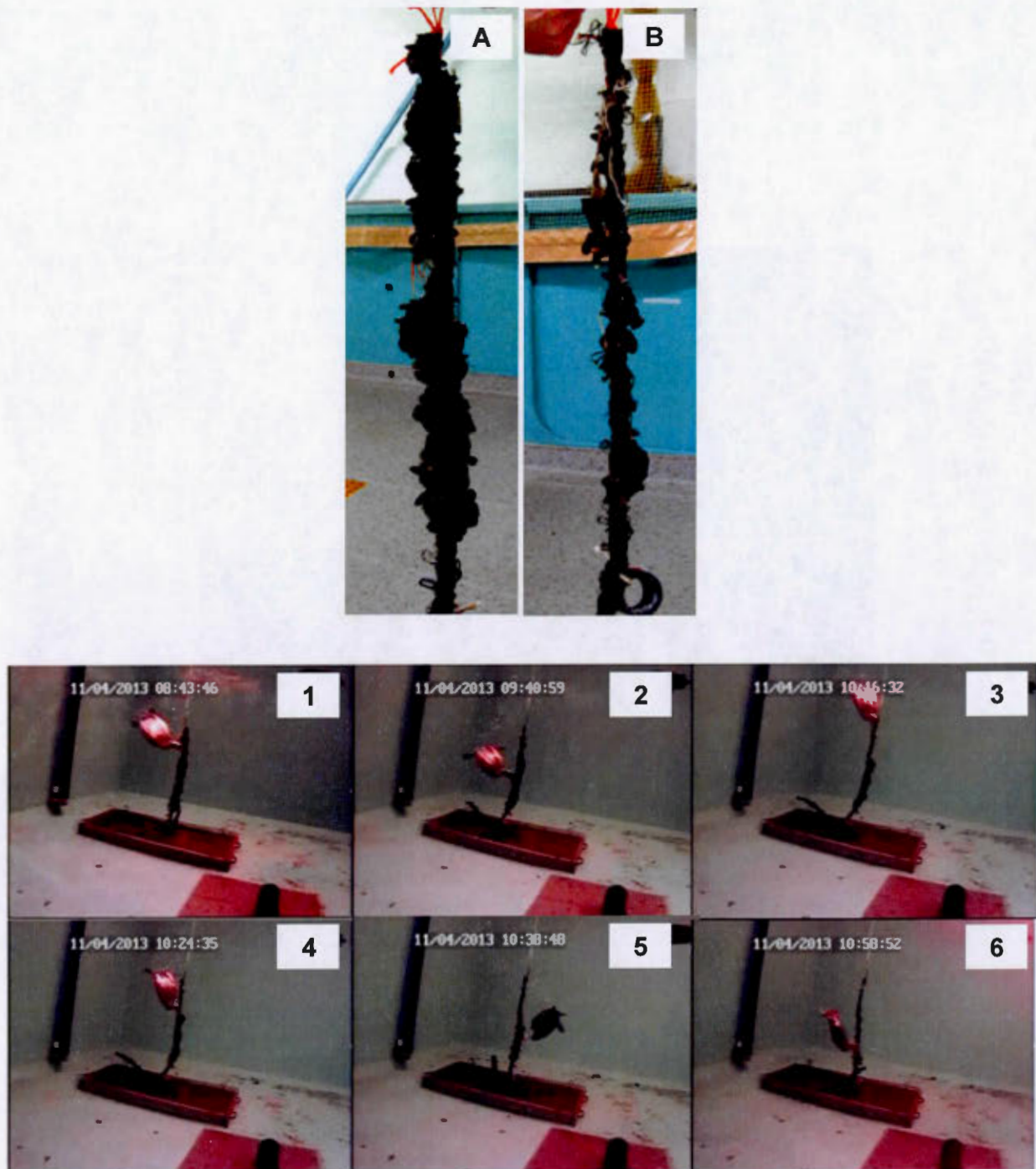


Figure 9 : Mussel collector rope before (A) and after (B) a foraging session by one captive eider and pictures of a video sequence showing a female captive eider foraging on a mussel collector rope from the beginning (n°1) to the end of the experimental session (n°6)

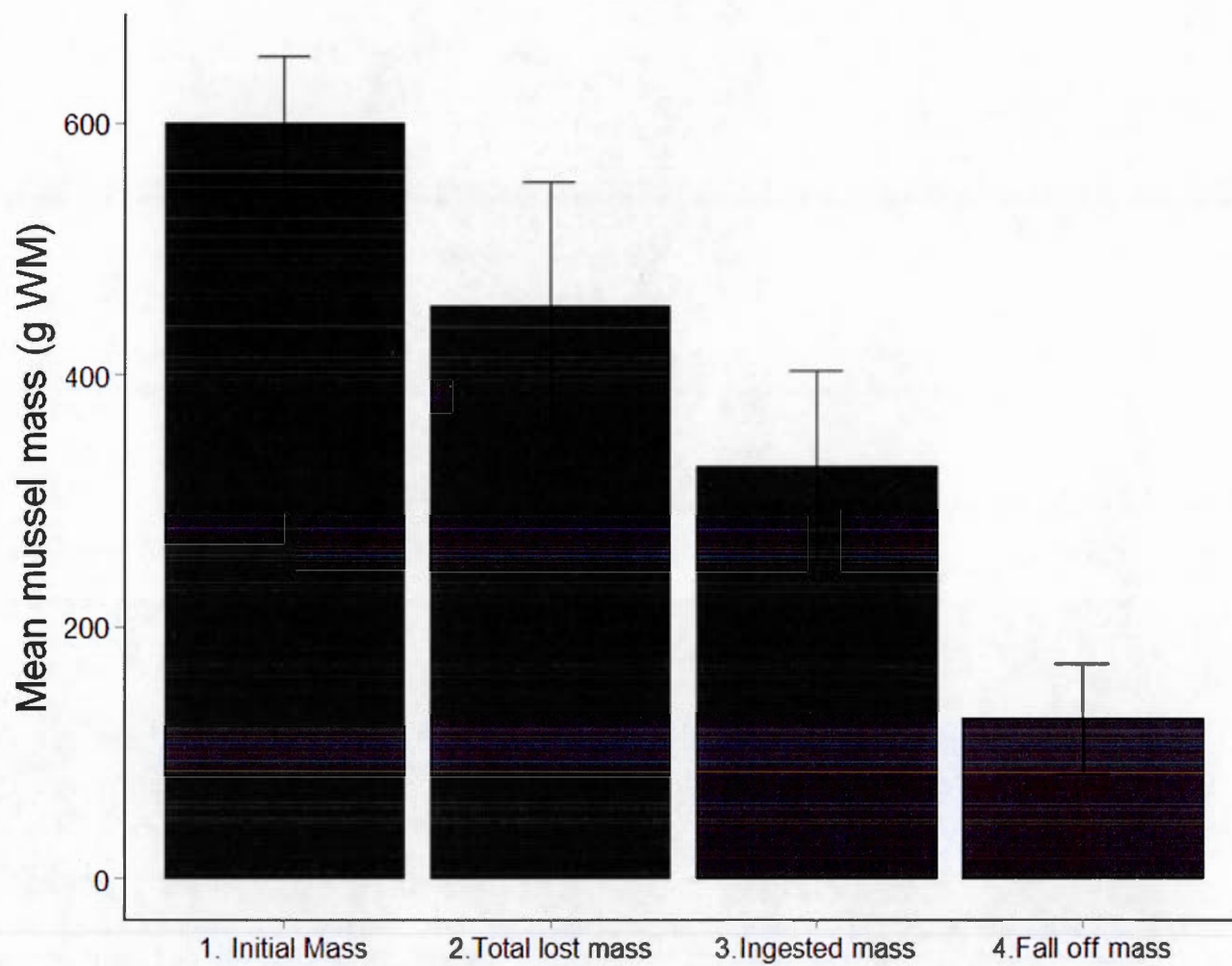


Figure 10 : Mean (\pm SD) initial mussel wet mass, total lost mass and mass of mussels ingested or accidentally taken down by foraging activity of eiders on collector ropes

4.3.2 Daily net energy yields for recreated habitats

We compared predicted daily net energy yield (DNEY) between three different experimentally recreated habitats together with three mussel energy density scenarios (Figure 11). The latter three scenarios were based on the variation of energy density of mussels found in the literature and used to mimic the large differences between wild and artificial habitats (see Discussion). DNEY varied significantly between habitats within each scenario (ANOVA, scenario 1: $F_{2,597} = 938.79$, $p < 0.001$; scenario 2: $F_{2,597} = 209.17$, $p < 0.001$; scenario 3: $F_{2,597} = 149.58$, $p < 0.001$).

Depending on the considered scenario, Aqua Rope represented either significantly higher (scenario 1 and scenario 2, $p < 0.001$) or lower (scenario 3, $p < 0.001$) DNEY than Int HA. Moreover, DNEY for Int LA were significantly lower than the other habitats in scenario 1 and 2 ($p < 0.001$) but equivalent to Aqua rope in scenario 3 ($p = 0.830$).

In scenario 1, considering energy balance (i.e. comparing to zero), the predictions show that the only habitat that would allow birds to gain mass is the Aqua Rope habitat (i.e. DNEY significantly positive, $t = 19.669$, $df = 199$, $p < 0.001$). The Int HA and the Int LA would lead to weight loss (i.e. DNEY significantly negative, respectively: $t = -22.582$, $df = 199$, $p < 0.001$; $t = -62.611$, $df = 199$, $p < 0.001$).

In scenario 2, Aqua Rope would allow a gain of body mass ($t = 11.735$, $df = 199$, $p < 0.001$) while Int LA would led to negative DNEY ($t = -22.244$, $df = 199$, $p < 0.001$). Energy balance for Int HA was positive, but with a p-value close the significant level ($t = -22.244$, $df = 199$, $p = 0.043$). Hence, when energy densities are equal for the two mussel types (intertidal and cultivated), Aqua Rope still seems to be a better choice for individuals that need to significantly build up energy reserves, while Int HA would allow only a slight body mass gain.

In scenario 3, only Int HA allowed a positive energy balance ($t = 10.043$, $df = 199$, $p < 0.001$) while both Aqua Rope and Int LA led to negative DNEY (respectively $t = -13.469$, $df = 199$, $p < 0.001$ and $t = -8.068$, $df = 199$, $p < 0.001$), showing that Aqua Rope is not always a better choice compared to Int HA, depending on relative mussel energy densities.

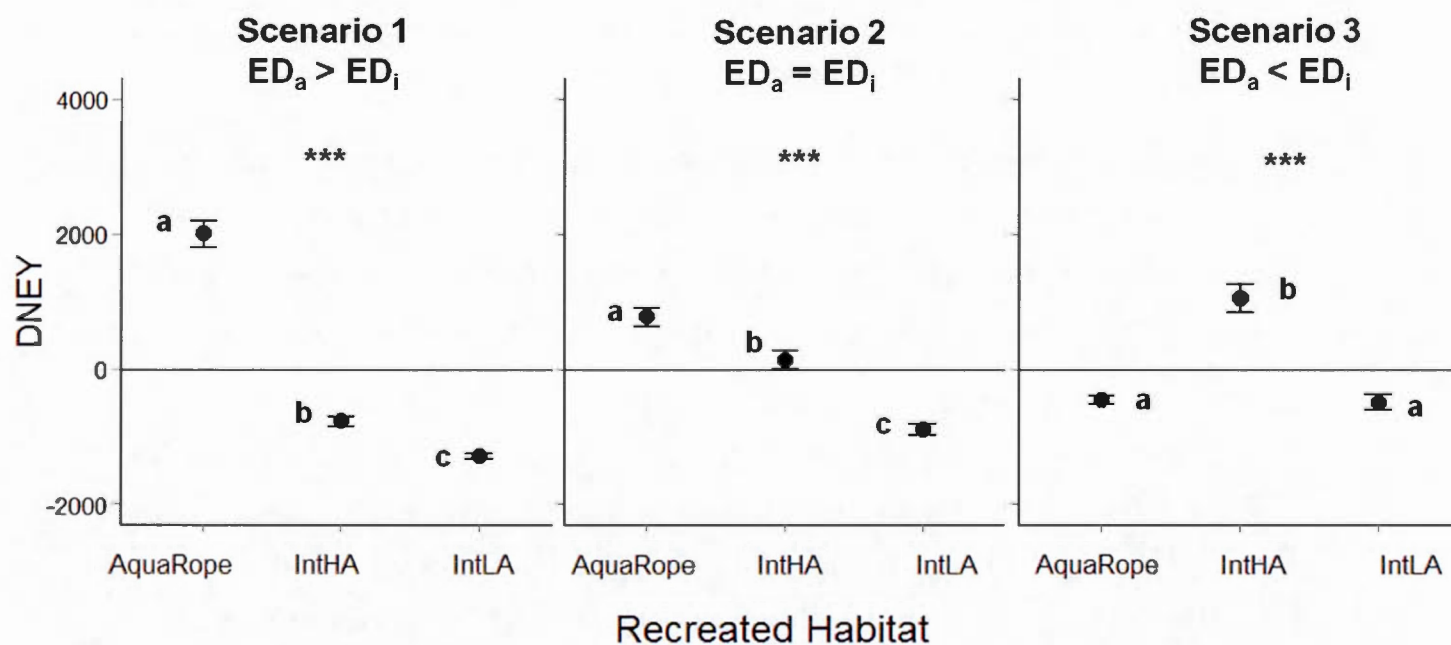


Figure 11 : Mean predicted daily net energy yields ($\pm 95\%$ IC) of eiders foraging in different recreated habitats according to three scenarios of mussel energy density with $n = 200$ predicted values generated for each habitat in each scenario

4.3.3 Loss estimation in mussel farms using two methods

Based on representative figures of ED, DEE and MEC (Table 10), we estimated from our bioenergetic model that one individual would consume daily: (1) **1.87 kg WM** of cultivated mussels of ~ 20 mm in scenario 1 ($ED_a = 1.5 \text{ kJ.g}^{-1} \text{ WM}$); (2) **2.81 kg WM**

of cultivated mussels of ~ 20 mm in scenario 2 ($ED_a = 1 \text{ kJ.g}^{-1} \text{ WM}$); or (3) **5.62 kg** WM of cultivated mussels of ~ 20 mm in scenario 3 ($ED_a = 0.5 \text{ kJ.g}^{-1} \text{ WM}$).

In parallel, loss estimations using directly measured mean data from the experiment on rope show that one individual would ingest daily **4.1 Kg** of fresh mass mussels of ~ 20 mm while knocking off **1.7 Kg**, all representing a total loss of **5.8 Kg** of mussels of ~ 20 mm. The estimation of 4.1 Kg in this method is situated between the estimation (2) and (3) from the precedent method, showing a strong consistency between the two losses estimation methods.

When considering two hypothetical flock sizes, and using individual total loss estimation, we found that a small flock (100 birds) would totally predate daily 288 m of collector while a large flock (800 birds) would empty daily 2 307 m of collector; this represents respectively 0.36 and 2.88 longlines lost daily. Finally, the number of days necessary to totally clean up 30 collector longlines among a total of 200 longlines, taking as an example the aquaculture farm Moules de Gaspé Inc., in Gaspé Bay, Qc, Canada, would be 83 days for a small flock and only 10 days for a large flock. Hence depredation in mussel farms by sea ducks may rapidly lead to complete depletion of the collectors in a traditional mussel farm.

4.4 DISCUSSION

Bird depredation is a widespread problem in agriculture and aquaculture industries across the world. In many cases, the target crop is much different than other food sources present in the environment (De Grazio, 1978). Here we report a case where the target crop is represented by the same species found in aquaculture settings and in the wild. Using captive individuals under controlled conditions, we confirmed that sea ducks can cause dramatic damage in mussel farms by individually ingesting and knocking off a large amount of mussels each day. Moreover, by using modelling and

empirically derived measures of foraging rates, digestibility and energy expenditure, we demonstrated that artificial and natural mussel habitats were not equivalent in term of daily net energy yield, depending on mussel abundance, size distribution and energy density. We thus suggest some recommendations that could help farmers to decrease the profitability of mussel aquaculture to sea ducks, in order to reduce the outcome of depredation problems.

4.4.1 Damage caused by sea ducks

Damage caused by wild avian populations on agriculture or aquaculture productions are always a challenge to estimate, which would explain the lack of information on bird-caused economic crop losses worldwide (De Grazio, 1978; Ormerod and Watkinson, 2000). Usually estimates are based solely on field observations of damages, which may lead to highly variable results with a risk of subjective bias (Peer *et al.*, 2003). Peer *et al.* (2003) mentioned the bias that observers may induce while monitoring depredation losses. For example, the Canadian government's estimate of corn damage by Red-winged Blackbirds, using direct samplings of corn crops, was 59 times higher than a validated model estimate (Weatherhead *et al.*, 1982). Moreover, in the case of sea ducks preying on mussel farms, methods of loss estimation may not consider the impact of other predators or environmental perturbations (Dunthorn, 1971; Elner, 1978; Fukuyama and Oliver, 1985; Lachance-Bernard *et al.*, 2010; Norberg and Tedengren, 1995; Smith and Jennings, 2000). Hence, modelling effort (Peer *et al.* 2003, Ouellet *et al.* 2013, this study) and results from captive studies like ours may be useful tools for management programs in order to corroborate and predict avian damage to crops.

As far as we know, our study is the first that directly estimates losses on cultured mussel ropes due to sea ducks. Our estimate of 4.1 kg of ~ 20 mm mussels consumed

per day and per individual is in line with the modelling approach giving a daily consumption in the range of 1.9 to 5.6 kg per individual. However, it is more difficult to estimate the fall-off of mussels due to foraging activity with the modelling approach and estimates from our captive study reveal that a maximum 1.7 kg of mussels can be lost per day and per individual, which represents 5.8 kg of total production lost for the farmer for each bird present every day on a mussel farm. Given that eiders can be found in hundreds around aquaculture sites, we have estimated that all the collectors in one single farm can be decimated in a few weeks or several days, depending on flock size.

4.4.2 Prey abundance and size availability

Prey abundance and size structure within foraging habitats might be factors that play a role in the foraging process of predators (Barnard and Brown, 1981; Krebs *et al.*, 1977). It has been demonstrated that selection of better quality mussels, such as cultivated and small mussels, increases the foraging efficiency of sea ducks (chapter II and III), which supports the observation that eiders in the wild do prefer small sized mussels (10 to 20 mm) (Bustnes and Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999). Conventional mussel aquaculture are characterised by suspended lines mainly composed of similar-sized mussels. Thus, as illustrated by lower intake rates on tiles than on ropes (Table 10), the more heterogeneous size structure of wild mussel beds may slow down the searching and ingestion process of selective predators such as sea ducks, and thus render the more homogenous artificial habitat more profitable.

Generally mussel beds in infralittoral and intertidal zones in exposed coastlines are composed of high abundance of small mussels (10 to 20 mm) (Bourget *et al.*, 1985; Cusson and Bourget, 2005; Guillemette *et al.*, 1996; Kirk *et al.*, 2007), similar to the

Int HA habitat in our experiment. However, because of coastal dynamics and environmental factors like ice scouring, varying spat recruitment and mortality, natural beds may show greater variations in mussel abundance and size distribution (Bergeron and Bourget, 1986; Cusson and Bourget, 2005; Hunt and Scheibling, 1998; McKindsey and Bourget, 2000; McKindsey and Bourget, 2001; Stillman *et al.*, 2000). From repetitive sampling of the same sites, Larsen and Guillemette (2000) have shown that infralittoral populations of mussels were decreasing steadily, and their size structure altered on a period of three years in the Kattegat Sea, which increased again the fourth year. This was apparently caused by predation of sea ducks and sea stars together with the absence of mussel recruitment (Larsen and Guillemette, 2000). Hence less profitable mussel beds, with low abundance of preferred sizes may occasionally occur in wild habitats. Therefore, mussel size distribution within habitats may have consequences on the searching time of selective molluscivore predators (chapter II) (Goss-Custard *et al.*, 1996). The occurrence of small mussels mixed with other sizes (as in the Int LA habitat) may increase the searching time for those preferred prey size and then led to lower intake rates than in habitats with higher abundances of small mussels (Int HA and Aqua Rope). Hence, not only total prey abundance, but also size distribution and abundance of preferred prey (in our case small mussels of approximately 20 mm) have to be considered in habitat quality assessment for selective predators (chapter II).

4.4.3 Relative energy density of prey

Relative energy densities of mussels among habitats also played a role on sea ducks' DNEY. Because of complex variations in the energy density of mussels related to size, reproductive state and habitat (Cusson and Bourget, 2005; Lemaire *et al.*, 2006; Thompson, 1984), the respective energy returns of wild and artificial habitats at different moments of the annual cycle are difficult to predict. This explains why we

used three scenarios of energy density (ED), which allowed us to encompass a range of possible situations that may occur in the considered habitats. For example, it might be possible that the timing of spawning (causing a decrease in ED) differs between mussels found in the water column (ropes) and on the bottom, which would cause a large discrepancy in DNEY between habitats. In such cases (scenarios 1 and 3), our model predicts a shift from artificial (Aqua Rope) to wild (Int HA) habitats where DNEY is higher (Figure 11). Nevertheless, scenario 2 might be the most likely scenario to be observed (similar timing of spawning between habitats) and predicts DNEY to be higher in the aquaculture situation compared to wild habitats.

When we consider depredation patterns in mussel farms, it is particularly interesting to compare energy returns for aquaculture sites and wild mussel beds. Indeed, depredation is often seen in spring and autumn (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000), when sea ducks are migrating. During these periods, they need to build up their body reserves and, interestingly, scenario 2 predicts a greater gain in body mass for aquacultures (significantly positive DNEY) than wild habitats the latter offering slightly positive or negative energy balance (Figure 11). Moreover, given that mussel density of wild habitats may vary between years (due to variations in mussel mortality and recruitment), we suggest that migrating sea ducks are inclined to take advantage of mussel farms especially when confronted with low density natural mussel beds. However, scenario 3 still predicts that aquaculture sites can be less attractive in times when natural habitats are of particularly high quality, corresponding to high abundances of preferred sizes and better relative ED of wild mussels. We thus suggest that the interaction between wild and artificial habitats in terms of energy return may explain observed episodic raids in aquaculture sites or possible year to year variations of sea ducks abundance in each foraging habitat (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000).

We concluded that depredation of sea ducks can have dramatic effects for mussel aquaculture as they are able in certain situations to completely deplete mussel

collector lines in a few days. We suggest that variations in depredation outcomes may vary according to abundance, size distribution and energy density of mussels between natural and artificial habitats and propose that comparisons of these habitat features, through different temporal and spatial scales, are needed in order to better understand mussel habitat utilisation by sea ducks and eventually predict annual depredation intensity in mussel farms.

4.4.4 Management implications

Apart from traditional exclusion methods discussed elsewhere (chapter V) (Ross and Furness, 2000; Varennes *et al.*, 2013), we emphasize that energy return from both wild and man-made prey populations should be considered when addressing the problem of bird attraction toward cultivated crops, especially when the production is conducted in natural habitats like mussel aquaculture.

Thus, the first two recommendations aim at reducing the energy return of foraging in aquaculture sites relative to wild habitats. Firstly, we suggest putting ropes deeper in the water column. Eiders in our experiment foraged preferentially on the upper part of the rope during the first dives, showing that depth could be an important environmental factor in their foraging behavior, even when the food is found in shallow water (1.3 m in our tank). In wild habitat, although eiders can dive to deep waters, they generally prefer to dive in shallow waters (0 to 6 m) (Brun, 1971; Guillemette *et al.*, 1993; Guillemette *et al.*, 2004). Deeper dives (from 0 to 9 m) generally result in longer dive duration, with both longer travel and bottom durations, and longer surface pauses between each dives (Guillemette *et al.*, 2004). Hence, putting ropes deeper in the water may reduce the attractiveness of aquaculture sites compared to wild mussels found in shallow waters.

Secondly, we propose that increased searching time for preferred sizes lowered the DNEY of the foraging habitat. In conventional mussel farms, mussel ropes are grouped in relation to size and age, and once sea ducks have found the preferred ropes (collectors) they may forage on them with a high energy return. We suggest randomizing the position of ropes with different sizes within a farm as a way to increase searching time and reduce DNEY relative to wild habitats. Besides, self-regulated collectors, which is another kind and infrequent aquaculture method, where all mussel sizes are grown mixed on a same rope (Lachance-Bernard *et al.*, 2010), may be another way to reduce mussel farms' attractiveness. Hence depredation intensity in self-regulated versus normal aquaculture should be investigated further.

According to our estimations, a maximum of one third of total loss was indirectly knocked off by eiders' foraging action. However, collateral damage due to the foraging activity of birds on crops is rarely considered when addressing depredation issues (but see Peer *et al.* 2003). Similarly to self-thinning events (i.e. reduction in mussel density caused by competitively induced losses as the larger mussels are shoved off by the smaller dense mussels) (Fréchette, 2012; Hughes and Griffiths, 1988; Lachance-Bernard *et al.*, 2010), knock-off losses by sea ducks could be correlated with mussel attachment strength on ropes.

Finally, if those methods are not sufficient to reduce depredation losses, mussel farmers should consider other alternatives that make more costly for birds to forage on good aquaculture sites, such as using exclusion devices (chapter V) (Ross and Furness, 2000; Varennes *et al.*, 2013) or moving the farm site away from sea duck migration areas.

CHAPITRE V

SEA DUCK PREDATION IN MUSSEL FARMS: THE BEST NETS FOR EXCLUDING COMMON EIDERS SAFELY AND EFFICIENTLY

Elisabeth Varennes¹, John C. Bonardelli², Sveinn A. Hanssen³, Magella Guillemette¹

¹ Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

² Norwegian Institute for Nature Research, Fram Centre, Norway

³ Shellfish Solutions AS, Norway

Varennes, E., et al. (2013). Sea duck predation in mussel farms: the best nets for excluding Common eiders safely and efficiently. *Aquaculture Environment Interactions*, 4, 31-39.

RÉSUMÉ

L'aquaculture de coquillage est un secteur de production alimentaire en croissance. La Moule bleue *Mytilus edulis* est l'espèce de coquillage la plus cultivée ainsi que la proie principale de plusieurs espèces de canards de mer. Avec leur grande densité de moules de haute qualité, les fermes de moules attirent ces prédateurs, et la prédation par les canards représente des pertes économiques considérables parmi les producteurs de moules dans le monde. L'exclusion totale avec des filets semble être la seule méthode qui permet un contrôle complet et durable de la prédation par les oiseaux. Les meilleurs filets pour une exclusion de canard doivent être rentables, efficaces, faciles à manipuler et sûrs pour les populations d'oiseaux. Afin d'identifier le meilleur type de filet, nous avons testé 8 différents filets en conditions contrôlées en utilisant des eiders à duvet captifs, *Somateria mollissima*, la plus grande espèce de canards de mer dans l'hémisphère Nord. Nous avons identifié un filet avec une taille de maille maximale de 6 pouces (~ 15 cm) et un large brin comme étant le meilleur filet pour exclure les eiders à duvet suivant les critères mentionnés précédemment. Cependant, l'Eider à duvet est le plus gros canard de mer. Ainsi, la taille des mailles sera probablement plus petite pour de plus petites espèces telles que les macreuses. Généralement, les filets avec un brin fin et une grande taille de maille étaient plus susceptibles de causer un enchevêtrement des oiseaux. En plus d'utiliser les meilleurs filets pour exclure les oiseaux, il est nécessaire d'identifier une zone cible où de tels filets seraient les plus efficaces. Des bonnes connaissances du problème de prédation ainsi qu'une collaboration entre les producteurs de moules, les spécialistes des oiseaux, et les autorités gouvernementales sont essentielles afin de réduire les coûts et efforts liés à l'installation et au maintien de filets d'exclusion.

ABSTRACT

Shellfish aquaculture is a growing food-producing sector. The Blue mussel *Mytilus edulis* may be a primary farmed shellfish and is also a main prey for various species of sea ducks. With their large density of high-quality mussels, mussel farms attract these predators, and consequent depredation by ducks represents a substantial economic loss among mussel growers worldwide. Total exclusion with nets seems to be the only method that provides complete and long-term control of bird predation. The best nets for duck exclusion must be cost effective, efficient, easy to handle, and safe for bird. In order to identify the best net type, we tested 8 different nets under controlled conditions using captive Common eiders *Somateria mollissima*, the largest sea duck species in the Northern Hemisphere. We identified a net with a maximum mesh size of 6 inches (~ 15 cm) and large twine size to be best in excluding Common eiders considering the above-mentioned criteria. However, Common eiders are the largest sea ducks. Thus, the mesh size should probably be smaller for smaller species like scoters. Generally, nets with thin twine and large mesh size were more likely to cause bird entanglement. In addition to using the best nets for sea duck exclusion, it is necessary to identify a target zone where such nets are the most effective. Good knowledge of the predation problem as well as collaboration among mussel growers, bird specialists, and government authorities are essential to reduce the costs and effort of installing and maintaining exclusion nets.

5.1 INTRODUCTION

Aquaculture is a growing food-producing sector, with an average annual growth rate of 8.3% from 1970 to 2008 (FAO, 2010), and a total production of 63.6 million metric t in 2011 (FAO, 2012). The shellfish aquaculture industry, which represents approximately 14% of total aquaculture production (FAO 2012), has an important economic impact throughout the world. Mussels are one among the most produced marine shellfish, with a worldwide production of 1.8 million metric t in 2010 (FAO 2012). Blue mussels (*Mytilus edulis*) are produced in mussel farms either from bottom culture or in suspended culture in most coastal countries of the Northern Hemisphere, both in Europe and North America (FAO, 2003). Different mussel culture techniques exist, but the most common method is the suspended culture, either with rafts (see Figure 4 in Rueggeberg et Booth, 1989) or long lines (see Figure 7 in Mallet et Myrand, 1995) (Spencer, 2002). The continual immersion of cultivated mussels allows a high growth rate and high ratio of flesh to shell content at commercial size (40 to 75 mm length ; Lutz, 1980 ; Kirk *et al.*, 2007). Establishment depth of ropes varies according to the farm localization. Generally, productivity is better at shallow depths (0 to 3 m; Spencer 2002), but in areas subject to ice, ropes and lines may be sunk to greater depths (up to 10 m; Mallet & Myrand 1995).

Bivalves, and particularly mussels, are principal prey items for different sea duck species including eiders (*Somateria spp.*), scoters (*Melanitta spp.*), and long-tailed ducks (*Clangula hyemalis*) (Cantin *et al.*, 1974; Cottam, 1939; Guillemette *et al.*, 1996; Leopold *et al.*, 2001; Nilsson, 1972; Vermeer and Bourne, 1984). Sea ducks feed on benthic organisms by diving at depths down to 40 m, but generally prefer shallower waters (0 to 10 m) where benthic prey are most abundant (Guillemette *et al.*, 1993). Mussels with thinner shells and higher flesh content are generally preferred by ducks (Bustnes, 1998; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999).

Mussel farms very often contain very high densities of the preferred mussels and may thus become foraging hot spots for sea ducks species (Kirk et al. 2007). This may lead to severe problems for mussel farm owners, particularly during spring and autumn, when birds have to build up their body reserves (i.e. hyperphagia, Guillemette, 2001) before reproduction, migration, or wintering (Ross and Furness, 2000). Northern countries are affected to various degrees by different sea duck species (e.g. Common eiders in Norway and Scotland; scoters and long-tailed ducks in Atlantic Canada) (Dionne, 2004; Price and Nickum, 1995; Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989).

Small mussels (average length 20 mm), which are harvested on collectors (Chap. 2), are generally the most affected by predation because of the selective behaviour of sea ducks. However, ducks are able to forage on larger mussels when smaller ones are no longer available, and can cause damage to collectors as well as commercial mussel ropes. Moreover, when sea ducks forage on mussels, especially in spring and autumn, they form large flocks (hundreds to thousands of birds) that may greatly increase their impact on mussel production, causing substantial losses that often result in bankruptcy for producers if the problem is not addressed in time. The recent increase in closures spreading from Scandinavia to eastern Canada is testament to the impact of diving ducks on mussel growers (J. Bonardelli pers. obs.). For example, stock losses due to eider predation in Scotland from 1992 and to 1996 varied between 10 and 30% of the total stock (Ross & Furness 2000). In spring 2011, all the mussel growers in Chaleur Bay, Québec, Canada, were severely hit by scoter (*Melanitta spp.*) predation, losing almost all of their collectors, and one-third of their 1 to 2 yr old mussel ropes (E. Varennes pers. obs.).

Several methods have been developed to limit bird predation in aquaculture and reduce economic losses. Deterrent methods are of two types: (1) frightening methods (e.g. gas cannons, effigies, boat chasing, underwater acoustics) and (2) physical exclusion (e.g. underwater nets, surface wires or nets) (Curtis *et al.*, 1996;

Draulans, 1987; Falker and Brittingham, 1998; Galbraith, 1992; Gorenzel *et al.*, 1994; Littauer *et al.*, 1997). As scaring methods are subject to bird habituation and thus their efficiency decreases over time, total exclusion seems to be the only method that provides a complete and long-term control of bird predation in aquaculture facilities. Exclusion nets in mussel farming are used in some countries, including Scotland, Sweden, the USA, and Canada, where they are deployed around long-line installations or rafts with suspended mussel ropes, and apparently are effective in reducing bird predation (Ross and Furness, 2000; Rueggeberg and Booth, 1989). Nets are generally installed up to 1 m above the surface (see example in Rueggeberg & Booth 1989), which seems to effectively prevent Common eiders from flying above the exclusion nets and landing within the mussel farm, as long as the lines are not too far apart to allow for safe take-off and landing (less than 20 to 30 m apart) (J. Bonardelli pers. obs.).

The use of exclusion nets in mussel farms represents a non-negligible addition of work and cost for growers. Thus the best exclusion nets must be cost effective and easy to handle, install, clean, and remove once the birds have departed from the area. Concerning the cost, nets are generally sold by weight, such that the heaviest nets are usually more expensive and therefore less preferred by growers (Rueggeberg and Booth, 1989). Regarding handling and maintenance, nets in oceanic waters are often associated with rapid fouling, which may decrease the flow of water to the mussel site and decrease nutriment circulation within the site, thereby affecting mussel growth. Growers need to be able to easily remove and replace exclusion nets, according to weather conditions, seasons, and presence of birds.

Nets should also be safe for wild birds. Indeed, nets in open waters can represent an entanglement risk for animal populations, and this risk should be considered when installing a net in a marine system (Dagys and Žydelis, 2002; Davies *et al.*, 2009; Hall, 1996; Merkel, 2004; Žydelis *et al.*, 2009a). Different factors influence

entanglement risk, but one of the most important factors is certainly the type of net used (Nemtzov and Olsvig-Whittaker, 2003; Rueggeberg and Booth, 1989).

Although exclusion nets are already being used in different countries, very few scientific studies have been done to test which types of nets are the most suitable for excluding diving ducks from mussel farms. Rueggeberg et Booth (1989) tested different types of underwater nets in a mussel farm with scoter predation problems and quantified the presence of birds, their entries and activities in pens, and the number of entanglements. Similarly, Nemtzov et Olsvig-Whittaker (2003) tested different types of nets to safely exclude sea birds from freshwater fishponds in Israel. However, neither of these studies had the possibility to observe detailed behavioural reactions of birds, in order to identify a net type that efficiently and safely excludes bird predators.

The Common eider *Somateria mollissima* is the largest sea duck species, with a body mass between 1500 and 2300 g (Guillemette, 1994; Guillemette and Ouellet, 2005; Jamieson *et al.*, 2006) and a length between 50 and 70 cm. Common eiders are major consumers of mussels, and large flocks of eiders foraging on mussels may lead to important prey depletion in natural mussel beds (Guillemette *et al.*, 1996; Larsen and Guillemette, 2000) or in mussel farms (Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Ross and Furness, 2000).

The aim of this study was to test a large selection of nets varying in mesh size, twine diameter, and material composition, under controlled conditions with captive Common eiders. The objectives of this study were: (1) to determine the mesh size limit for an effective exclusion of eiders; and (2) to discuss bird interactions with nets, entanglement potential, and manageability of the experimental nets according to their characteristics (mesh size, twine diameter, and material).

5.2 METHODS

We used 7 hand-raised captive Common eiders kept at the Maurice Lamontagne Institute (IML), Fisheries and Oceans Canada. Captive birds were kept in an isolated and adapted room with two 2 fiberglass tanks supplied with filtered sea water pumped from the St. Lawrence Estuary. Water temperature and salinity in tanks followed the natural variation of the estuary (approximate temperature range: -1.3 to 11.9°C ; approximate salinity range: 23.8 to 29.9 ‰). Full-spectrum artificial light followed the natural photoperiod, and room temperature was maintained between 15 and 19°C . Each tank comprised 2 sections: a pool (4 m wide \times 6 m long \times 1.5 m deep) and a loafing platform (1 m \times 4 m wide). One tank was a holding tank where birds were kept when they were not involved in an experiment. The animals had ad libitum access to food (Mazuri® Sea Duck Diet pellets) and fresh water, as well as some live mussels placed at the bottom of the tank to stimulate their diving behaviour. The experimental tank was equipped with 2 surface video cameras and 1 underwater video camera in order to record bird interactions with nets and their diving behavior. Experimental exclusion nets were furnished by Morenot (Norway) and distributed by Campbell River Netloft (British Columbia, Canada). We tested a large selection of nets ($n = 8$), varying principally in mesh size (3 to 12.5 inches [ca. 7.6 to 31.8 cm] stretched dimensions, i.e. measure from end-to-end when mesh is pulled flat), twine diameter ('thickness'), and material composition (polypropylene or nylon) (Table 11).

Table 11 : Tested nets and their characteristics

Net no.	Mesh size in inches (cm)*	Thickness (mm)	Netting material	Color	Weight (kg m ⁻²)
1	3 (7.6)	Thin (1.5)	Polypropylene	Black	0.091
2	4 (10.1)	Thin (2)	Nylon	Black	0.073
3	4 (10.1)	Medium (3)	Polypropylene	Orange	0.216
4	5 (12.7)	Thick (4.5)	Nylon	White	0.406
5	6 (15.2)	Thin (1.5)	Nylon	Black	0.037
6	6 (15.2)	Thick (3.5)	Nylon	White	0.190
7	8 (20.3)	Thin (2)	Polypropylene	Black	0.044
8	12.5 (31.8)	Thick (4.5)	Nylon	White	0.158

* Mesh size is given as stretched dimension, i.e. from end to end of a mesh when pulled flat

Birds were tested individually in the experimental tank, with each net presented in a random order. Bird order also was determined randomly. The day before the experiment, the holding tank was emptied to catch the tested bird. The bird was then weighed and placed in the experimental tank with a duck decoy to reduce its stress due to isolation. It also had access to a mussel rope (average mussel length: 20 mm) for approximately 4 h to encourage it to forage on the rope (Figure 12). The tested bird was then fasted until the experiment began on the following morning. On the morning of the experimental day, the mussel rope was placed back in the experimental tank, and the bird was able to pick up some mussels before the start of the experiment. To install the net, the bird was gently brought onto the platform with a pole and kept there while the experimenter installed the net along the tank width, slightly beyond the middle of the tank. The bottom of the net was weighted with a lead line, in order to keep it close to the bottom of the tank, but it was not attached to the floor. The decoy and the rope were then placed on the other side of the net (Figure 12). The bird was allowed a few minutes to calm down after the net installation. The

platform door was then opened and the recording sequence was started. This experimental session set-up worked well for all experimental birds except one, which did not go to the platform for the net installation. We therefore modified the net installation procedure somewhat without this changing the behaviour of the bird interacting with nets. The experimental session lasted 1 hour unless the experimental bird went to the other side of the net by going through or under the net, or if it got caught in the net and the experimenter had to intervene to disentangle the individual ('complete entanglement'). At the end of the 1 h sequence, the bird was taken to the platform, and the tested net was removed. If the bird was already on the other side of the net, the same process was repeated but with the bird in the water instead of on the platform. The bird was then released in the tank with the decoy and the rope for several minutes to increase its motivation, and the procedure was repeated with the next experimental net. Generally, it was possible to do all nets in 2 d. At the end of the second day, the experimental bird was caught on the platform, weighed, and put back in the holding tank. The following day, the same process was repeated with a new individual.

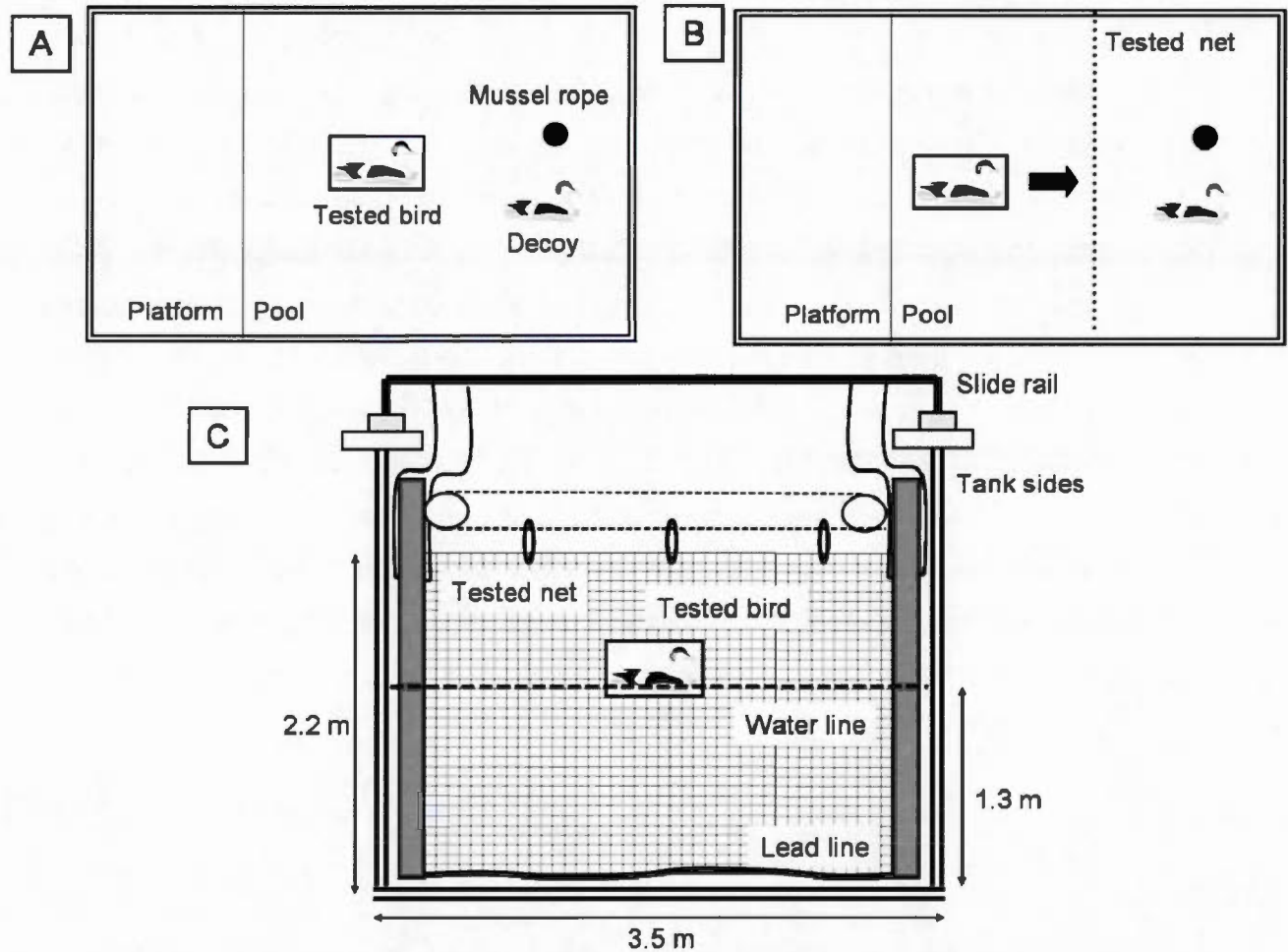


Figure 12: Experimental set-up. (A) Top view of experimental tank during habituation. (B) Top view of experimental tank during an experimental session. (C) Cross-sectional view with dimensions of the experimental tank during an experimental session

The mussel rope and decoy placed on the other side of the experimental net were used respectively as 'food and social motivation factor' to encourage test birds to interact with the net and to attempt to go through the nets. Moreover, the experimental birds usually preferred to stay as far away as possible from the platform (where the

experimenter provided food daily), so a 'security motivation factor' was added by the disposition of the tested net. During the experiment, birds were generally motivated to interact with the net, but some individuals showed a decrease in their motivation to interact with nets after several hours spent in front of nets. To avoid this problem, only 4 nets were tested per day with periods without nets between each experimental session. During these periods, birds were able to swim in the entire tank, and were in contact with the rope and the decoy. Generally, those periods were enough to motivate the tested bird for the next net. The video sequences were analyzed by the same observer (É.Varennnes) with the behavioral recording software JWatcher V1.0. Behaviors were considered events and were analyzed as the number of occurrences per experimental session (Table 12).

Table 12 : Recorded behaviors during video analysis

Behavior	Trial stopped*	Description
Going through the net	X	The bird goes to the other side of the net by passing through it. Duration in seconds before birds went through were also recorded.
Going under the net	X	The bird goes to the other side of the net by diving under it.
Complete entanglement	X	The bird becomes entangled in the net, and intervention by the experimenter is needed to disentangle it. The session is stopped when the experimenter starts to move the net.
Partial entanglement		The bird becomes entangled in the net but is able to disentangle itself within several seconds.
Head-through interaction		The bird gets its head through the mesh of the net.
Diving without interaction		Diving without any interaction with the net, usually not close to it.
Diving with interaction		Diving with at least 1 interaction with the net underwater.
Other interactions		All the other interactions with the net (e.g., biting or pushing the net).

* Trials lasted 1 h unless stopped earlier (indicated with an X)

All statistical analyses were performed with R (v.2.15.2; R Development Core Team, 2009). Data were analyzed with linear mixed-effect models fit with maximum likelihood (R package *nlme*), with nets or mesh sizes as fixed effects and bird identity as a random effect. Mesh size was used instead of nets as the fixed effect for the analysis of bird interactions with nets ('total' interactions, 'head- through' interactions, and 'other' interactions; Table 12) because we wanted to know whether the type of interaction changed according to net mesh size.

To obtain normality (tested by a Shapiro-Wilk normality test) and homogeneity of variances (tested by a Bartlett test of homogeneity of variances), some data were transformed. Approach times in seconds, for all nets and for all birds (except the one with the modified net installation procedure) were log transformed; duration in seconds spent before birds got through nets for Net 7 and Net 8 were log transformed; numbers of total interactions during a 1 h session for Nets 1 to 6 were square root transformed; numbers of 'head- through' interactions and numbers of 'other' interactions during a 1 h session for Nets 1 to 6 were (log + 1) transformed. Differences, when applicable, were tested with a multiple comparison of means by Tukey contrasts (R package *multcomp*).

When normality and homogeneity were not verified even after transformations, data were analyzed with Kruskal-Wallis tests and differences were tested with Mann-Whitney *U*- tests. This was the case for the time duration in minutes spent swimming along the net for Nets 1 to 6; number of partial entanglements during a 1 h session for all nets except Net 8; and number of dives (total dives, dives with interactions, and dives without interactions) during a 1 h session for Nets 1 to 6. All p-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level.

5.3 RESULTS

All birds approached nets relatively quickly (mean \pm SD approach time for all nets = 16 ± 9 s), with no significant differences between experimental nets ($F_{7, 35} = 0.758$, $p = 0.626$). Moreover, the ducks generally spent most of the session swimming along the net (mean \pm SD duration of swimming along the tested net = 41.7 ± 19.4 min in a 1 h- session), with no significant differences between experimental nets (analysis without Nets 7 and 8; $\chi^2 = 4.630$, $df = 5$, $p = 0.463$).

5.3.1 Mesh size (3" to 12.5") and exclusion potential

Eiders were able to go through only 2 nets, Net 7 (8") and Net 8 (12.5"). All birds ($n = 7$) went through Net 8 (mean \pm SD duration before passing through = 1.3 ± 0.7 min), and 5 of 7 birds went through Net 7 (mean \pm SD = 6.2 ± 5.0 min). Birds took significantly more time to go through Net 7 than through Net 8 ($F_{1, 4} = 23.768$, $p = 0.008$). The other mesh sizes (3" to 6") efficiently excluded birds.

Only one 1 bird went under the experimental net. This was Net 3, which was the first net tested with this bird. The bird went under after 40.0 minutes from the start of the experimental trial and a total of 508 interactions with the net at the surface and 18 dives with underwater interactions.

5.3.2 Mesh size (3" to 6") and number of interactions

Birds interacted with the net principally from the surface. One of the most important interactions was when birds tried to get their head through the net ('head- through' interactions'), trying several times during an experimental trial. Depending on the

mesh size, this interaction was more or less possible and occurred at different intensities (the whole head and neck or only the head and the top of the neck). When birds were not able to get their head through (mesh size 3" and probably lower), they generally tried to push the net with their head, get their bill through, or bit and pulled it ('other' interactions). When we considered the sum of all the interactions ('head-through' interactions plus 'other' interactions), there was no significant effect of mesh size on the number of total interactions per session ($F_{3, 32} = 2.043$, $p = 0.128$; Figure 13). However, there were significant differences between mesh sizes in the number of 'head-through' interactions per session ($F_{3, 32} = 7.070$, $p < 0.001$), with 3" nets significantly different from 6" nets ($p < 0.001$), from 5" nets ($p < 0.001$), and 4" nets ($p = 0.005$; Figure 13). The number of other types of interactions per session was also different for the different mesh sizes ($F_{3, 32} = 5.253$, $p = 0.005$), with 3" nets significantly different from 6" nets ($p = 0.003$) and 5" nets ($p = 0.010$); and with 4" nets significantly different from 6" nets ($p = 0.036$; Figure 13).

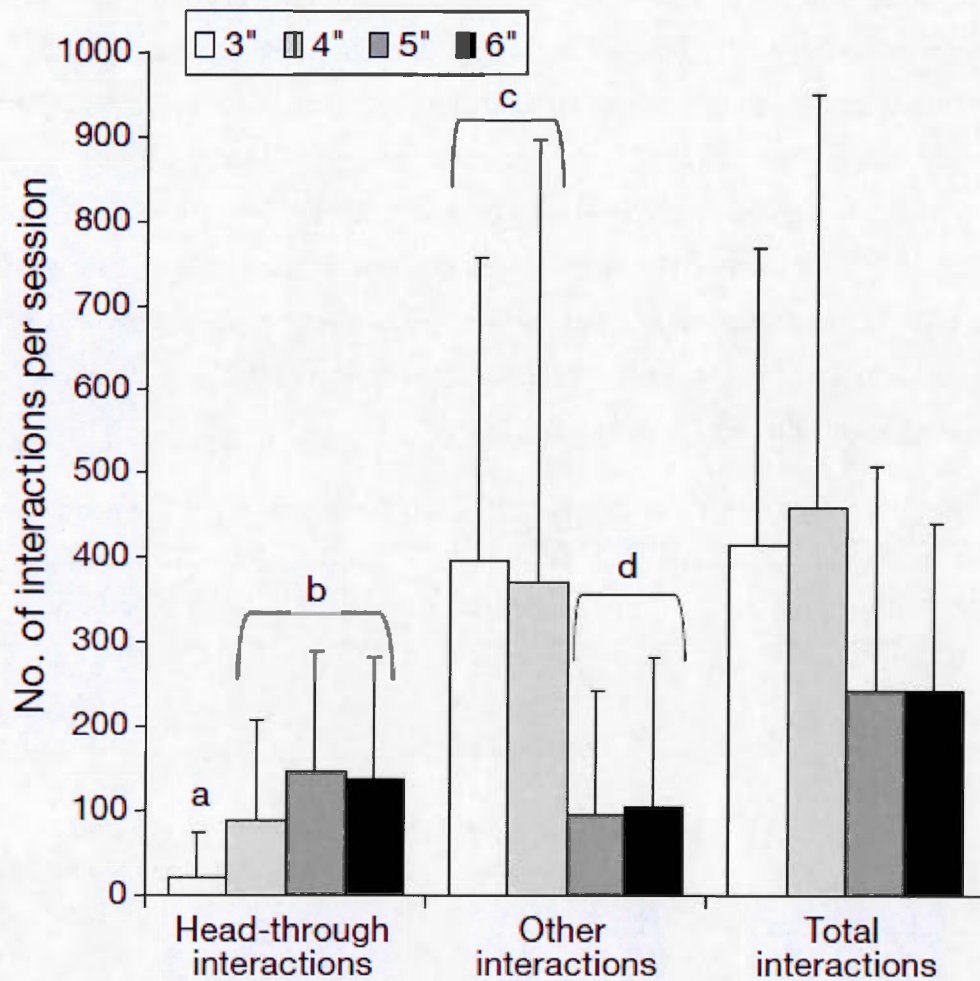


Figure 13 : Mean (\pm SD) number of the two types of interactions ('head-through' and 'other') and the total of interactions (sum of the 2 types) per 1 h session, according to mesh sizes

Values with different letters are significantly different at $p < 0.05$

5.3.3 Net type effect on number of entanglements and dives

No complete entanglement occurred with any of the nets. However, there were some partial entanglements, where the bird got caught in the net (often by its head) but succeeded in disentangling itself. Partial entanglements happened at different

intensities (i.e. birds were more or less trapped in the net), but never to the point where the bird was injured or in danger. Moreover, partial entanglements always occurred at the water surface, never below the surface. The frequency of partial entanglements was also different between nets ($\chi^2 = 14.100$, $df = 6$, $p = 0.030$); however, no significant differences appeared when nets were compared 2 by 2 with Mann-Whitney *U*-tests. The number of entanglements was so low that it was difficult to highlight statistical differences. Nevertheless, there was a strong tendency in the mean number of partial entanglements per session, with higher numbers of partial entanglements for Net 7 and 5 (Table 13).

Table 13 : Mean (\pm SD) number of total dives and partial entanglements per experimental session for experimental nets

Net number	No. of dives ^a	No. of partial entanglements
1	0.57 ± 1.52	1.57 ± 4.16
2	0.72 ± 0.95	0.00 ± 0.00
3	6.00 ± 2.91	0.00 ± 0.00
4	2.57 ± 4.16	0.14 ± 0.38
5	1.14 ± 1.46	4.00 ± 7.39
6	2.29 ± 4.49	0.00 ± 0.00
7	-	1.71 ± 2.21 ^b

^a No. of dives per 1 h session was not calculated for Net 7 because trials ended before 1 h and generally with no dives

^b Mean \pm SD total session duration = 21.25 ± 26.02 min for this net

There were very few dives without interactions with the net (mean \pm SD number of dives without interactions per session for all nets except Nets 7 and 8 = 1.38 ± 2.81), and fewer dives with interactions with the net (mean \pm SD number of dives with interactions per session for all nets except Nets 7 and 8 \pm SD = 0.83 ± 4.28). Only 2 birds interacted with a net underwater, principally by biting or trying to get their head through it. We found no significant differences between nets in the number of total dives per session ($\chi^2 = 4.139$, $df = 5$, $p = 0.530$). There were also no significant

differences between nets in the number of dives without interactions per session ($\chi^2 = 3.904$, $df = 5$, $p = 0.563$) and in the number of dives with interactions per session ($\chi^2 = 3.158$, $df = 5$, $p = 0.676$).

5.4 DISCUSSION

This study, the first to be conducted under captive conditions, allowed us to clearly observe bird reactions when facing different types of nets, in a controlled and safe environment. We were able to record and quantify their reactions, which would otherwise be very difficult in a natural environment. Birds showed no or little fear of approaching the experimental nets, and all interacted with our set-up. Our study indicated that the best net to use to efficiently and safely exclude Common eiders, the largest mussel predator, is a net with a maximum mesh size of 6" with larger twine diameter.

Because no birds went through 6" mesh nets and the majority of them managed to get through 8" mesh nets, we conclude that the maximum mesh size for a bird of the size of a Common eider is 6". One grower in Sweden is using 4" nets around his farm to a depth of 20 m to exclude eider ducks (J. Bonardelli pers. obs.). In Scotland, growers used 4" to 6" exclusion nets against eider ducks (Ross et Furness; J. Bonardelli pers. obs.). However, Common eiders are the largest sea ducks. Thus, the mesh size should probably be smaller for smaller species like scoters (900 to 1500 g) or long-tailed ducks (500 to 1000 g). Rueggeberg et Booth (1989) recommended a maximum mesh size of 4" for an effective exclusion and prevention of entanglement of scoters. Our recommendation is that further net testing experiments similar to this one should be conducted to determine maximum mesh sizes for effective exclusion of other duck species (e.g. scoters, long-tailed ducks, and goldeneyes *Bucephala* spp.). Birds interacted with every net, either by passing their head through, or by pushing and

biting it. This shows their motivation to interact and find a way to get to the other side. The total number of interactions was not different between mesh sizes, showing that birds interacted with the same intensity with all nets. However, the type of interactions varied with the mesh size. Thus, birds were probably not able to get their head through nets with small mesh sizes (3"), so they principally engaged in other kinds of interactions (pushing or biting it). When nets were large enough (5" to 6"), birds tried to get their head through, and often pushed the nets with their whole body. With a larger net (8"), they passed through completely, but nets less than 6" were effective physical barriers that prevented eiders from passing to the other side. Moreover, our results suggest that birds do not hesitate to interact with exclusion nets, so nets should be strong and safe enough to avoid damage or wear because of birds and bird entanglement. Complementary measures in parallel with exclusion nets may be more effective in preventing birds from entering mussel farms (e.g. frightening methods ; (Melvin *et al.*, 1999).

Birds did not dive much during this experiment, and only 2 birds interacted with nets underwater. Our captive birds were trained to dive, and did so when mussels were put at the bottom of the holding tank. However, they only dived when they felt safe (e.g. without the experimenter on the platform). Thus our birds preferred to approach and interact with nets from the surface, where they probably felt safer than underwater. However, one of the birds went under the net and showed that birds are able to lift the net and get under it. Even if this was done only once and by only one of our captive birds, this observation shows that birds are able to get under exclusion nets. Moreover, because our experimental birds certainly dived much less than wild birds, which always forage underwater, it seems likely that wild birds would be more disposed to dive in the presence of an exclusion net. Therefore, depth of the net is a factor to consider when installing nets around a farm. This is what Rueggeberg et Booth (1989) observed in their study, where wild scoters reached the other side principally by diving under exclusion nets, at depths around 10 m. Moreover,

Rueggeberg et Booth (1989) showed that it is also possible for ducks to fly above nets to reach the other side. Indeed, in their study, scoters were able to fly above the 1 m fence installed at the surface water, even if the take-off area was reduced. Therefore, the surface, and at least 1 m above, should also be protected when considering exclusion nets in a mussel farm. However, observations of the behavior of Common eiders around a Norwegian mussel farm showed that the birds would not land within the mussel farm that had over 1 km of exclusion netting encircling the suspended mussel line system. Instead, the eiders landed safely on the outside of the farm perimeter, and paddled toward the 4 m deep net. The net was also held 1 m above the surface and was visible at a distance. None of the birds were seen to dive under the net and surface within the farm site (J. Bonardelli pers. obs.).

The number of partial entanglements differed between nets, and the 8" thin-twine net followed by the 6" thin-twine net were the most dangerous nets for our tested birds. This is in agreement with Nemtzov et Olsvig-Whittaker (2003), who found that net type played an important role in entanglement risk, and that nets with large meshes and small twine were more likely to cause sea bird entanglement. The use of gill nets by growers on a Scandinavian mussel farm was shown to increase underwater entanglement and drowning of birds, a result that made it clear that this material should be avoided (J. Bonardelli pers. obs.). However, in our study, there were no complete entanglements, either at the surface or underwater, and only few partial entanglements. This is comparable with the study by Rueggeberg et Booth (1989), in which no underwater entanglement occurred during the experiment and only 3 instances of bird entanglements were observed in the surface fence. Under our experimental conditions, the nets were firmly attached, relatively clean, and of good quality, unlike in open waters where fouling and weather can directly impact on net condition and long-term net tension. Indeed, Nemtzov et Olsvig-Whittaker (2003) concluded that net condition and maintenance also played an important role in the number of entanglements and mortality in exclusion nets. Thus, frequent

maintenance, repair, and cleaning procedures of nets should be considered and evaluated prior to installment.

Because our birds showed no apprehension towards approaching the exclusion nets, regardless of the net color, we did not include color as a pertinent parameter in our analyses. Moreover, Rueggeberg et Booth (1989) did not find evidence of color playing a role in bird exclusion and entanglement. Fouling in oceanic water can quickly darken nets and make initial color differences negligible. However, it is possible to make nets more 'visible' for birds by installing a portion above the surface and implementing scaring methods.

Our experiment highlights some elements regarding net choice for bird exclusion in mussel farms. However, other factors need to be considered by growers in their net choice, as follows. (1) Net weight: Mesh size plays an important role in the weight of a net, and nets with smaller mesh are generally heavier. Nevertheless, handling of our nets during the experiment proved that the weight of a net is also strongly determined by the twine diameter and the material of the net (at equal mesh and twine size, polypropylene is lighter than nylon). Thus, 12.5" and 6" thick nylon nets were heavier than the 3" thin polypropylene net or the 4" thin nylon net. Net weights are given in Table 11. In addition, the material, twine diameter, and mesh size will also impact on the degree of fouling of the net, which will reduce water flow and substantially increase its weight during handling and maintenance. These considerations will vary depending on the site characteristics, and the season and period of time nets remain submerged. (2) Cost: Costs are calculated by weight and type of net (Rueggeberg et Booth 1989). Prices of new nets (i.e. unused nets) are, in 2013, around US\$ 14.00 kg⁻¹ but can vary with the material used and the manufacturing process. Moreover, it is possible to buy cheaper used nets, but growers should always pay attention to net quality when buying exclusion nets. Indeed, nets of good quality will last longer and be more efficient, and long-term economies will be determined by initially choosing a good net. Rueggeberg et Booth (1989) estimated that the cost of installing a net

represents 16 to 33% of the yield of the first harvest for a raft, but it represents only 4 to 9% of the income from 8 yr of harvesting. Mussel rafts can be enclosed more successfully and cost effectively, because the mussels are contained in a small area with the exclusion net wrapped around the existing raft structure. In comparison, separate anchoring and flotation systems must be used to install exclusion nets around longlines, which makes the installation and handling more costly, as well as more challenging to maintain tension, because rough weather and currents have a greater impact on any free-floating structures (J. Bonardelli pers. obs.). (3) Net tangle: Nets with large mesh sizes were more difficult to handle because they were more subject to tangling, especially nets larger than 6". This was also the case for nets with thin twines. Finally, polypropylene nets were easier to work with because they were more rigid and less subject to tangling than nylon nets. When installing a net in a mussel farms, all of these factors need to be considered, and the price of acquisition, installation, and maintenance of exclusion nets should be compared to the costs of production losses due to birds.

Although exclusion nets can be an effective solution for important and long-term predation problems, they cannot be used everywhere and should be used cautiously. Indeed, nets in open water can always create problems, especially if they are not correctly attended, and will then require additional time and human intervention. It could be beneficial to use scaring methods in addition to exclusion nets, to discourage birds from approaching exclusion nets (Melvin *et al.*, 1999). Moreover, it is essential to localize bird predation problems at each site, in relation to mussel size and bird numbers, in order to install nets only in high predation risk zones. Understanding the intensity, frequency, and timing of predation at a site (e.g. predator species, periods of high bird abundance, numbers of birds, mussel losses due to birds) can lead to important reductions in cost and labor before installing exclusion nets. This is generally possible as a result of collaboration among growers, bird specialists, and governmental authorities (Barras and Godwin, 2005; Cox *et al.*, 2007).

CONCLUSION GÉNÉRALE

LES AVANTAGES ET LES LIMITES DES ETUDES EN CAPTIVITE

Comme mentionné plusieurs fois dans cette thèse, de par le comportement de plongée des canards de mer, l'observation détaillée de leurs comportements alimentaires est difficile à faire en milieu naturel. Ainsi, les études qui se sont intéressées aux comportements d'alimentation de ces espèces en milieu naturel ont, par exemple, observé les proies ramenées à la surface pour manipulation (Guillemette *et al.*, 1992) ; analysé les contenus stomacaux (Bustnes et Erikstad, 1990; Guillemette *et al.*, 1996; Guillemette *et al.*, 1992) ou les fèces (Nehls et Ketzenberg, 2002) ; ou encore estimé la quantité de proies dans l'habitat avant et après le passage des oiseaux (Guillemette et Larsen, 2002; Hamilton *et al.*, 1999). Cependant la première méthode sous estime la quantité de proies réellement ingérée par les canards car, comme mentionné précédemment, les proies rapportées à la surface sont uniquement celles qui nécessitent un temps de manipulation (les grosses moules par exemple), les autres étant ingérées sous l'eau et donc pas considérées par cette méthode. Les deuxième et troisième méthodes peuvent présenter des biais suivant l'état de décomposition des proies dans le système digestif. Finalement la dernière méthode surestime l'impact des canards en ne considérant pas forcément l'alimentation par les autres prédateurs. Donc l'estimation en captivité des taux d'acquisition des canards de mer semble être une méthode relativement précise.

De façon générale, les études en captivité permettent de contrôler de nombreux facteurs afin d'isoler les paramètres intéressants pour l'étude. Ainsi dans le cas de mes expériences de plongées, j'ai pu maintenir constant la plupart des paramètres tels que la profondeur de plongée, la température de l'air et de l'eau, les courants, etc.,

pour ne faire varier finalement que les paramètres liés aux moules, et ainsi voir leurs impacts sur l'ingestion et la digestion des individus. Cependant, l'avantage de s'affranchir de beaucoup de facteurs de l'environnement apporte aussi des limites. En effet, plus il y a de facteurs contrôlés, plus nos conditions expérimentales s'éloignent de ce qui pourrait être réellement observé dans les milieux naturels. Je peux citer quelques exemples tirés de mes expériences. Le premier exemple est la capacité de digestion de mes eiders, nourris principalement de moulée, qui est surement moindre que celle d'individus sauvages qui ne s'alimentent pratiquement que de moules. En effet, la flexibilité des organes de digestion laisse supposer que mes individus puissent avoir des organes de digestion, tel que le gésier, plus petits que ceux d'individus sauvages. Ainsi, la durée et/ou l'efficacité de digestion trouvées dans le chapitre III pourraient être sous-estimées par rapport à celles d'individus sauvages (Moore et Battley, 2006). Cependant, une telle expérience effectuée sur des individus sauvages auraient été un réel défi notamment à cause du stress élevé de ces oiseaux (Cabanac et Guillemette, 2001). Un autre décalage qui pourrait exister entre les conditions expérimentales et le milieu naturel concerne la profondeur de plongée. En effet, les canards de mer préfèrent généralement s'alimenter dans des eaux peu profondes comprises entre 0 et 10 m. Mais l'ensemble de mes expériences en bassin de plongée ont été faites à une profondeur unique de 1.3 m. Or, une variation dans la profondeur, même faible, pourraient avoir des conséquences sur les comportements de plongée et notamment les comportements de sélection de proies. En effet, les temps de plongées, dont le temps passé au fond à s'alimenter, augmente avec la profondeur de plongée (Guillemette 2004). Une augmentation du temps passé au fond pourrait alors permettre aux canards d'augmenter leur sélectivité pour les proies de meilleure qualité (De Leeuw et Van Eerden, 1992). Cependant, les résultats concernant cette supposition sont mitigés. En effet, De Leeuw et Van Eerden (1992) ont observé une augmentation de la sélection envers les petites moules chez des fuligules morillons (*Aythya fuligula*) lors d'une augmentation de la profondeur de plongée d'1 à 5 m. Au contraire, Draulans (1982) a observé la disparition des

comportements de sélection pour des tailles moyennes de moules quand les profondeurs étaient augmentées de 2 à 6 m chez cette même espèce. Ainsi, l'influence de la profondeur de plongée sur les comportements de sélection des canards aurait besoin d'être considéré plus en détail, et ce, même à des profondeurs faibles (0 à 10 m). Finalement, le dernier exemple de limitation à cause des conditions de captivité que j'ai rencontré a été au niveau des moules. En effet, je pensais que j'allais pouvoir faire varier les caractéristiques des moules, notamment l'attachement des moules, plus facilement. Or l'attachement des moules est dépendant des conditions environnementales (force de courant, apport alimentaire, température de l'eau) (Carrington, 2002; Hunt et Scheibling, 2001; Moeser et Carrington, 2006; Moeser et Leba, 2006; Young, 1985), ce qui était peu, voire pas modifiable dans mes conditions expérimentales de stockage des moules. Donc là aussi, il pourrait exister un décalage entre les conditions naturelles de croissance et de vie des moules et ce qui est possible de recréer en milieu fermé.

Qui dit organismes en captivité dit souvent petite taille d'échantillon, surtout avec des organismes tels que des oiseaux ou des mammifères. En effet, j'ai eu accès à un total de 7 individus, ce qui est généralement un petit échantillon mais qui est tout de même considéré élevé pour des expériences de plongée en bassin utilisant des canards captifs. La plupart des études précédentes comportant de telles expériences de plongée ou de digestion avec des canards ne possédaient que 2 à 4 individus (Bustnes, 1998; De Leeuw, 1999; De Leeuw et Van Eerden, 1992; Draulans, 1982, 1984; Richman et Lovvorn, 2003, 2004) alors que la taille de mon échantillon de 7 individus représente environ le double. Cependant, les analyses statistiques avec de petits échantillons sont toujours un défi, surtout quand ce sont les mêmes individus qui sont utilisés de façon répétée. C'est pour cela que j'ai souvent utilisé des modèles linéaires mixtes avec mesures répétées dans mes analyses en incluant les individus comme variable aléatoire, permettant ainsi de considérer une possible autocorrélation entre les données prises chez un même individu (Crawley, 2012; Zuur *et al.*, 2009).

Le fait d'utiliser les mêmes individus plusieurs fois dans une même expérience, et même dans différentes expériences, permet de constater des variations interindividuelles qui existent au niveau des comportements d'alimentation. J'estime avoir eu accès à une panoplie de comportements différents parmi mes individus, ce qui est particulièrement visible dans le chapitre V, sur le test des filets. J'ai eu des individus qui interagissaient énormément avec les filets, d'autres moins, et j'ai même eu un individu qui est passé sous le filet. Une des branches grandissante de l'écologie comportementale s'intéresse à de telles variations interindividuelles des comportements au sein d'une même population (Dingemanse et Wolf, 2010; Réale *et al.*, 2007). Ainsi, les individus d'une même population peuvent adopter des stratégies comportementales différentes dans des conditions environnementales similaires, avec certains individus de la population plus téméraires, actifs ou agressifs comparés à d'autres plus timides, passifs ou pacifiques. Cela s'applique aussi pour les comportements d'alimentation (Morand-Ferron *et al.*, 2011) et pourraient donc être investigués dans les populations de canards de mer.

TAUX D'ACQUISITION DES PROIES ET EPUISEMENTS DES HABITATS

La moule est certes une proie de pauvre qualité mais elle est tout de même fréquente dans le régime alimentaire de plusieurs espèces de canard de mer (Ouellet 2015). Ainsi, dans le chapitre I, les canards réussissent à maintenir des taux d'acquisition élevés à des densités de moules inférieures à $160 \text{ moules.m}^{-2}$, ce qui représente de faibles densités pour un habitat de moules dont les valeurs minimales varient normalement autour de 800 à 2 000 moules.m^{-2} (Cusson et Bourget, 2005; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton *et al.*, 1999; Kirk *et al.*, 2007; McGrorty *et al.*, 1990; Nehls et Ketzenberg, 2002). De plus, cette densité minimale est proche de celles trouvées dans d'autres études portant sur la réponse fonctionnelle d'oiseaux

s'alimentant de proies benthiques (entre 50 et 200 proies.m⁻²) (Beauchamp, 2009; Goss-Custard *et al.*, 2006; Richman et Lovvorn, 2003). J'ai trouvé une seule autre étude comparable à la notre mais testant des densités plus faibles, l'étude de De Leeuw (1999), avec une densité minimale testée de 5 proies.m⁻². Cependant, dans cette expérience, les courbes de réponses fonctionnelles de canards plongeurs s'alimentant de moules ne sont pas complètes due au manque de prise de mesures à de grandes densités de proies. Dans ma situation, les densités minimales et maximales étaient limitées par des contraintes expérimentales. Ainsi la densité minimale devait permettre de récupérer quelques moules non mangées après l'alimentation de l'individu afin d'estimer précisément les taux d'acquisition. Nos installations permettaient donc une densité minimale de 10 moules par plaque. Pour réduire cette densité, il aurait fallu agrandir la surface d'alimentation, ce qui aurait été difficile à faire avec nos installations.

Un exemple classique d'épuisement extrême d'un habitat d'alimentation par un prédateur est celui des sauterelles qui ravagent la végétation sur leur passage (Parker, 1984). Or dans le cas des canards de mer s'alimentant de moules, le taux d'acquisition maximal de 45 moules.min⁻¹ est élevé, notamment comparés à d'autres prédateurs aviaires benthiques. Par exemple, les macreuses à ailes blanches s'alimentant de proies enfouies (pétoncles) atteignent des taux d'acquisitions (TA) maximaux de 36 proies.min⁻¹ (Richman et Lovvorn, 2003). De même, les limicoles s'alimentant d'invertébrés enfouis atteignent des TA maximum de seulement 4 proies.min⁻¹ (Beauchamp, 2009; Goss-Custard *et al.*, 2006). Donc les canards de mer s'alimentant de moules semblent compenser le faible apport énergétique de celles-ci en ingérant des quantités brutes importantes en peu de temps. Cette efficacité dans l'alimentation a été confirmée par certaines études en milieu naturel où il a été observé un épuisement des proies macrobenthiques par certains canards tels que l'Eider à duvet (Blicher *et al.*, 2011; Bustnes *et al.*, 2013; Guillemette et Himmelman, 1996; Guillemette et Larsen, 2002; Guillemette *et al.*, 1996; Hamilton, 2000; Kirk *et*

al., 2008; Nehls et Ketzenberg, 2002). Par exemple, Blicher *et al.* (2011) ont estimé une consommation de 58 à 81 % de la production annuelle macrobenthique par les populations d'eiders à duvet hivernant au Groenland. Ainsi, les eiders sont capables de causer un sévère épuisement de leur nourriture, ce qui est appuyé dans le chapitre I par l'absence d'une diminution des taux d'acquisition à de faibles densités en proies. Une fois les proies épuisées, les canards peuvent s'alimenter de proies alternatives (passer des moules aux oursins par exemple) ou même quitter le site d'alimentation pour des sites alternatifs (Blicher *et al.*, 2011; Guillemette *et al.*, 1996). Ainsi, chez les canards de mer, il a été observé des changements dans la taille et le nombre des groupes s'alimentant sur les mêmes parcelles de nourriture au fur et à mesure de l'épuisement en proies (Bustnes *et al.*, 2013; Guillemette et Himmelman, 1996; Nehls et Ketzenberg, 2002), phénomène généralement prédit par la théorie de la distribution libre idéale. Ce phénomène est particulièrement intéressant quand les oiseaux sont sur leur route de migration et font des escales pour construire leurs réserves énergétiques (Anderson *et al.*, 2009; Guillemette, 2001).

Je suppose dans le chapitre I que l'absence de diminution des taux d'acquisition est due à la disponibilité des moules (ex. vie fixée, non enfouies). Ainsi, tout élément capable de réduire leur disponibilité devrait changer ce résultat. Tester l'attachement des moules était une façon de vérifier cette supposition. Cependant, on a trouvé que l'attachement des moules ne ralentissait pas l'acquisition en proies, résultats corroborés par les travaux de Draulans (1982) et partiellement par De Leeuw (1999). Les canards de mer possèdent une forme de bec qui semble donc efficace pour le détachement des organismes benthiques. Cependant, d'après De Leeuw (1999), un fort attachement des moules semble avoir un impact sur les taux d'acquisition apparents de canards plongeurs. Donc, l'effet de différentes forces d'attachement des moules sur l'efficacité d'ingestion des canards devraient être approfondis en utilisant une vaste gamme de forces d'attachement des moules (entre 1 et 20 N d'après Kirk *et al.*, 2007). Un autre facteur qui pourrait jouer un rôle sur la facilité d'acquisition des

moules est la turbidité de l'eau. En effet, si les canards utilisent des indices visuels pour trouver leur proie, une plus grande turbidité de l'eau pourrait rendre la recherche de proie plus difficile (Draulans, 1982). Les moyens de détection des proies par les canards de mer ne sont pas vraiment connus et plus d'études seraient nécessaires pour différencier l'importance de l'utilisation d'indices visuels versus tactiles dans la recherche de proies benthiques par les canards de mer (Lewis *et al.*, 2005). Un autre élément qui pourrait jouer sur les taux d'acquisition en proies serait la capacité des moules à s'agréger entre elles. En effet, la plupart des modèles de la théorie de la quête alimentaire supposent une distribution homogène des proies (Sih et Christensen, 2001; Stephens *et al.*, 2007; Stephens et Krebs, 1986). Or les moules ont développé comme moyen de lutte contre la prédation, un comportement d'agrégation qui peut être accentué par la présence de prédateurs (Côté et Jelnikar, 1999; Kobak et Kakareko, 2011; Kobak *et al.*, 2010). Ainsi, par exemple, l'agrégation des moules zébrées (*Dreissena polymorpha*) permet de réduire efficacement les taux de prédation des gardons (*Rutilus rutilus*) comparativement à des moules isolées (Kobak et Kakareko, 2011). Dans mes expériences, j'ai voulu garder un attachement naturel des moules ce qui m'a empêché de pouvoir varier leur agrégation. Il serait nécessaire dans le futur de tester l'effet d'une distribution non homogène des moules sur les taux d'acquisition en proie des canards de mer, en conditions contrôlées et dans le milieu naturel (Lovvorn et Gillingham, 1996). Finalement, le mélange de différents types de proies dans une même parcelle de nourriture semble avoir un impact sur les taux d'acquisition des prédateurs sélectifs, ce que j'ai testé dans le chapitre II.

SELECTION DES PROIES : IMPACT POUR LES TAUX D'ACQUISITION BRUTS

Comme décrit dans l'introduction de cette thèse, la théorie de la quête alimentaire considère que les prédateurs sélectionnent les proies de meilleure qualité afin d'améliorer la profitabilité de l'alimentation (Emlen, 1966; MacArthur et Pianka,

1966; Stephens et Krebs, 1986). Par exemple, les mésanges charbonnières dans une expérience classique en conditions contrôlées, sont capables de différencier la profitabilité de deux tailles de proies, et préfèrent, à des taux de rencontre avec les proies suffisants, le type le plus profitables (Krebs *et al.*, 1977). De même, dans le chapitre II, les canards de mer sont capables de différencier les qualités de moules (taille ou provenance), et sélectionnent, quand les conditions d'abondance sont adéquates, les types de moules qui semblent leur permettre d'obtenir un plus grand apport brut en proie et en énergie.

Les TA mesurés pour des tailles de moules comparables dans les chapitres I (sur plaques) ou IV (sur boudins) de 45 à 49 proies.min⁻¹ ne sont pas les mêmes que ceux du chapitre II (sur plaques) de 38 proies.min⁻¹. Le principal facteur qui change entre ces situations est que les oiseaux dans l'expérience du chapitre II n'ont plus accès à un seul type de proies, mais à différentes tailles mélangées. Un temps de recherche des proies préférées (les petites moules) s'ajoute donc dans l'expérience du chapitre II par rapport à celles des chapitre I et IV. Donc les habitats de qualité hétérogène entraînent un temps de recherche qui réduit les TA brutes. Ceci est confirmé au sein du chapitre II, par des TA des petites moules plus élevés (38 proies.min⁻¹) quand celles-ci sont présentes en grandes abondances (condition de biomasse égale) par rapport à une condition d'abondance moindre (condition de densité égale, 16 proies.min⁻¹). Donc, comme le montre le chapitre II et ensuite le chapitre IV, les habitats des moules n'ont pas tous la même profitabilité pour les canards de mer ; celle-ci dépend, entre autres, de la composition de l'habitat en différent types de proies.

Les effets de la variation de la composition en taille des proies de l'habitat sur les comportements de sélection montrent l'importance du choix de mesure d'abondance des proies, c.-à-d. biomasse ou densité. En effet, les comportements de sélection de taille et les avantages énergétiques associés varient suivant l'abondance des différentes tailles. Or quand on considère différentes tailles de proies, les biomasses

et densités n'ont pas la même signification. Les différentes tailles peuvent être présente en même densité dans la parcelle de nourriture, mais différeront alors en terme de biomasse (et vice versa). De plus, d'après mes observations des comportements d'alimentation, j'émetts l'hypothèse dans l'exemple des canards que le mode d'acquisition pour les différentes tailles de moules n'est pas le même. En effet, les petites moules semblent généralement être ingérées de façon continue sous l'eau, par un mécanisme d'alimentation par aspiration (« suction-feeding ») alors que les plus grosses moules semblent être ingérées plutôt une à une, et sporadiquement rapportée à la surface pour un temps de manipulation supplémentaire (De Leeuw et Van Eerden, 1992). Il semble donc pertinent de parler de densité pour les grosses moules ingérée individuellement mais plutôt de biomasse pour les petites moules qui sont ingérées en grand nombre à chaque plongée. Cette situation est complexe et pourrait être généralisée à d'autres systèmes proies-prédateurs quand les taux d'acquisition en proies diffèrent avec leur taille. Or les études sur la sélection de proies utilisent souvent uniquement des mesures de densité pour caractériser les habitats avec des proies de tailles variables (Barnard et Brown, 1981; Bustnes et Erikstad, 1990; De Leeuw et Van Eerden, 1992; Draulans, 1982; Hamilton *et al.*, 1999; Quinney et Ankney, 1985). D'après moi, il est donc important de caractériser les habitats d'alimentation par un suivi simultané de densité et de biomasse dans les études de préférences de tailles. Ceci pourrait permettre des estimations d'habitats critiques et des efforts de conservation plus appropriés.

D'après les modèles théoriques de sélection de proies, les prédateurs sont supposés préférer un type de proie et totalement ignorer les autres types de profitabilité inférieure (Stephens et Krebs, 1986). Ainsi, dans notre cas, les canards auraient dû consommer uniquement des moules de petite taille et des moules d'aquaculture et aucun autre type. Or nos oiseaux ont consommé, même en faible quantité, d'autres types de moules, montrant ce que l'on appelle des préférences partielles (Stephens et Krebs, 1986). Ce même phénomène a été mis en évidence chez les mésanges qui

changeaient de proies de façon progressive (Krebs *et al.*, 1977). Il existe plusieurs explications possibles pour justifier l'apparition de préférences partielles. L'une d'elles est l'échantillonnage des différents types de proies afin d'évaluer leur profitabilité (Krebs *et al.*, 1977). Ainsi, par exemple dans l'expérience de sélection de moules de différentes provenances, les canards ont visité et prélevé des moules dans les deux plaques, possiblement afin d'évaluer la qualité des moules présentes. Par la suite, les canards se sont alimentés de façon quasi-constante dans la plaque de moules d'aquaculture. Aussi, il a été observé chez les huitriers-pies s'alimentant de moules que le temps de manipulation, ainsi que le temps « gaspillé » de manipulation (i.e. temps de manipulation pour une proie rejetée), augmentaient linéairement avec la taille des moules (Cayford et Goss-Custard, 1990). De même dans notre situation, les canards ont pu rapporter plus souvent les grandes moules intertidales à la surface, évaluer leur qualité par un temps de manipulation plus long puis finalement les rejeter plus souvent que les petites moules. Donc, bien que manquant au décompte final, les moules rejetées après un retour à la surface n'ont pas vraiment été consommées par les individus. La considération de la manipulation des proies à la surface et de leur possible rejet a un impact écologique important car elle augmente les chances de kleptoparasitisme par d'autres canards (obs. pers. en captivité) ou par des goélands (Varpe, 2010).

La capacité des prédateurs à discriminer les différents types de proies est un paramètre important de la théorie de la quête alimentaire, déterminant la nécessité d'échantillonnage et le risque de prendre des proies non profitables (Erichsen *et al.*, 1980; Krebs *et al.*, 1977; Rechten *et al.*, 1983). Les moyens de détection et discrimination des proies par les prédateurs sont variés (utilisation d'indices visuels, auditifs, tactiles, etc.) ainsi que leurs efficacités. Par exemple, la grenouille léopard (*Lithobates pipiens*) est capable d'utiliser des indices visuels et olfactifs pour différencier entre des proies toxiques et non toxiques (Sternthal, 1974). Chez les canards plongeurs, on peut supposer que les indices visuels, et possiblement tactiles,

leur permettent de discriminer entre les différents types de proies. Cependant, la précision de cette discrimination n'est pas connue, et il faudrait la tester avec des variations subtiles de la taille et du type des proies. De part l'observation des individus qui rapportent occasionnellement les proies à la surface et les manipulent dans leur bec, il semble possible que leur sensibilité tactile soit importante et concentrée au niveau de leur bec, et leur permette même de s'alimenter de nuit (Lewis *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2007). De plus, il est possible qu'il existe une sorte de rétrocontrôle du système digestif, au moins au niveau du gésier, après ingestion d'un type de moule permettant de renseigner sur la facilité à broyer la coquille ou pas.

Grâce aux mesures que j'ai effectuées des caractéristiques morphologiques individuelles de moules provenant de différents habitats, différents sites au sein d'un même habitat, et à plusieurs moments (pas toutes les données ne sont présentées dans cette thèse), j'ai pu observer qu'il existait des variations spatio-temporelles des caractéristiques morphologiques des moules. Par exemple, en mesurant les caractéristiques des moules de différentes tailles, surtout la force d'attachement et de résistance au broyage, j'ai observé que les moules de grande taille avaient une plus grande variation interindividuelle dans leur caractéristiques morphologiques (cf. Figure 7 pour un exemple avec la résistance au broyage des moules). Donc, en s'alimentant de grandes moules, un canard a plus de probabilités de tomber sur des moules faciles ou difficiles à broyer ; alors qu'en prenant des petites moules, il s'assure de prendre des moules aux caractéristiques plus constantes. Or une moule trop difficile à broyer peut représenter un risque pour un canard qui l'ingère en entier. L'hypothèse d'une préférence pour les petites moules afin de diminuer le risque de prendre une grande moule indigeste a été émise par des études précédentes sous le nom d'hypothèse d'évitement du risque alimentaire ("risk-averse foraging hypothesis") (Draulans, 1982, 1984 ; Hamilton *et al.*, 1999).

De plus, j'ai constaté grâce à mes mesures et observations personnelles que les différents types de moules (intertidal versus aquaculture) semblent avoir une

désynchronisation des cycles de reproduction dépendant de la localisation géographique. Par exemple, dans l'Estuaire et le Golfe du Saint Laurent (Québec, Canada), les moules intertidales ont un poids en chair et une production de gamètes maximaux au printemps juste avant le premier événement de ponte (avril-mai), phénomène qui peut tout de même continuer tout l'été jusqu'en août (Bourget et Lacroix, 1973; Cusson et Bourget, 2005). En revanche, les moules d'aquaculture de l'Est du Québec semblent avoir un index de maturité maximal à l'automne (septembre-octobre) (Lemaire *et al.*, 2006). Cependant, étant donné que très peu d'études se sont intéressées à comparer ces deux types d'habitats au cours du temps, tout est à faire dans ce domaine afin de mieux comprendre la distribution spatiale et la sélection d'habitat par les canards de mer. Ce manque d'information dans la littérature a rendu difficile la comparaison des qualités énergétiques des moules dans le chapitre II et m'a poussé à créer différents scénarios de contenu énergétique dans le chapitre IV.

SELECTION DE PROIES : IMPACTS POUR LA DIGESTION

Je me suis intéressée uniquement à l'ingestion d'énergie brute dans les chapitres I et II et j'ai mis en évidence que des comportements de sélection de proies existaient chez les canards de mer s'alimentant de moules de profitabilité variable (taille et provenance). Ces comportements favorisaient, quand les conditions d'abondance le permettaient, une augmentation du taux d'ingestion brut d'énergie. Cependant, sachant que les canards doivent ingérer de grandes quantités de coquille quand ils s'alimentent de moules, il était important de s'intéresser aux processus de digestion et d'avoir ainsi une vue d'ensemble de leur alimentation en considérant le processus qui pourraient être limitant. En effet, à ma connaissance, il n'existe pas d'études qui ait directement mesuré la digestion chez ces espèces (canards de mer et moules) et qui ait combiné des mesures d'ingestion et de digestion comme je l'ai fait dans cette

thèse. Ainsi, le chapitre III complète la vue d'ensemble des comportements de sélection des canards de mer sur les moules.

La mesure directe des capacités digestives n'est pas chose facile, ce qui explique le faible nombre d'études portant sur ce sujet. Ainsi, une des principales limites de l'expérience du chapitre III est que les repas ont été donnés de façon ponctuelle alors que, dans le milieu naturel, l'apport de nourriture chez ces espèces se fait de façon plus continue. Ainsi, si on compare les taux d'acquisition bruts mesurés dans les chapitre I et II aux taux de défécation (quantité totale ingérée / temps de transit, Guillemette, 1994) estimés à partir des valeurs du chapitre III, on observe une grande disparité. Par exemple, les TA bruts pour des moules d'aquaculture étaient de 1 182 g de matière fraîche par heure de plongée (chapitre II) alors que le taux de défécation pour un même type de moule a été estimé à 19.5 g de matière fraîche par heure de digestion (chapitre III). Cette grande disparité pourrait être expliquée par l'apport non continu des aliments dans mes expériences de digestion. Un flux continu d'aliments peut avoir des impacts sur la digestion des aliments précédents, et notamment *via* la motilité du système digestif (Afik et Karasov, 1995). Cela est visible par la courbe d'excrétion du chapitre III, qui est une courbe exponentielle négative (Figure 8). Ainsi, il semble que plus le système digestif est rempli, plus la digestion est rapide grâce à la poussée des nouveaux aliments (Blaxter *et al.*, 1956). Pour constater de l'impact d'une alimentation continue sur la vitesse de digestion, il serait intéressant de comparer les résultats de l'expérience du chapitre III avec ceux d'une expérience utilisant un apport continu de moules. Cependant, de nombreuses difficultés existent pour mettre en place une telle expérience, notamment celle de pouvoir marquer les moules servant aux mesures des temps de digestion du reste de l'alimentation qui crée le flux continu (Karasov, 1990). De l'eau doublement marquée peut être utilisée comme marqueur (Afik et Karasov, 1995), mais son utilisation est très dispendieuse. L'utilisation de colorants alimentaires ou de vernis sur les coquilles s'est, quant à elle, avérée inefficace. Donc les pistes d'exploration expérimentale restent ouvertes

pour approfondir nos connaissances sur les processus de digestion chez les espèces associées à de lourdes contraintes digestives.

Les moules semblent entraîner les plus longs temps de digestion comparativement à d'autres proies particulièrement contraignantes au niveau digestif (Hilton *et al.*, 2000; Hilton *et al.*, 1998; Prop et Vulink, 1992; Richman et Lovvorn, 2004). Donc la sélection des moules d'aquaculture, qui permettent une efficacité de digestion similaire mais plus rapide, constitue un avantage pour les canards de mer notamment dans les situations où les oiseaux doivent acquérir de grandes quantités d'énergie sur une période de temps limitée, telles que sur leur voie de migration avant la reproduction (Guillemette, 2001; Rigou et Guillemette, 2010) ou lors des périodes hivernales à courte photopériode (Goudie et Ankney, 1986; Rizzolo *et al.*, 2005; Systad *et al.*, 2000). De plus, une digestion rapide peut permettre d'accélérer la vitesse d'excrétion, et ainsi améliorer les capacités de décollage et de vol des oiseaux. Ceci s'applique particulièrement aux canards de mer, dont l'Eider à duvet qui a une charge alaire (le rapport entre le poids de l'oiseau et la surface portante des ailes) les plus élevées parmi les espèces aviaires capables de voler ($\sim 2 \text{ g.cm}^{-2}$) (Guillemette, 1994). Or le poids du bol alimentaire, en augmentant le poids total de l'individu, peut augmenter cette valeur de charge alaire déjà limite pour permettre le décollage et le vol (Guillemette, 1994). Donc une limitation de la charge alimentaire supplémentaire, par la sélection des proies qui permettent une digestion plus rapide, peut aider les oiseaux à maintenir leur capacité de vol, ce qui représente un avantage sélectif certain (meilleur évitement de la prédation) (Gosler et Greenwood, 1995).

Mon étude supporte la notion que le processus limitant de l'alimentation chez les canards de mer est le processus de digestion. Or ce même phénomène a été montré chez des herbivores (Bergman *et al.*, 2001; Bozinovic *et al.*, 1997; Fortin *et al.*, 2002; Kenward et Sibly, 1977; Sedinger et Raveling, 1988; Zynel et Wunder, 2002), mais aussi chez d'autres types de prédateurs tels que des frugivores (Levey et Duke, 1992; Worthington, 1989), des nectarivores (Karasov et Cork, 1996; Karasov *et al.*, 1986)

et bien sûr, comme dans cette thèse, des benthivores (Guillemette, 1994, 1998; Van Gils et Piersma, 2004; Zwarts et Dirksen, 1990; Zwarts *et al.*, 1996b). Or par le passé, plusieurs modèles théoriques de la quête alimentaire se sont uniquement intéressés aux taux bruts d'acquisition en énergie, donc sans considérer les processus de digestion, tel que le « contingency model » (Charnov, 1976a; Pulliam, 1974). Cela peut être correct chez les prédateurs dont la principale limitation de l'alimentation est au niveau de l'ingestion (cf. revue par Sih et Christensen 2001). Cependant, cela n'est plus valide quand le processus de digestion joue aussi un rôle limitant (Quaintenne *et al.*, 2010). Il est donc important de considérer la digestion dans les modèles théoriques et de plus en plus de modèles sont créés ou modifiés afin d'inclure une limitation de l'acquisition en énergie par le processus de digestion (Belovsky, 1978, 1984; Bergman *et al.*, 2001; Farnsworth et Illius, 1998; Jeschke *et al.*, 2002; Penry et Jumars, 1987; Verlinden et Wiley, 1989; Whelan et Brown, 2005). De plus, la mise en place de nouveaux modèles doit se faire en parallèle avec des tests empiriques chez les systèmes proies-prédateurs afin de tester la généralité de la contrainte de digestion chez les prédateurs.

Un paramètre qui n'a pas été considéré dans ce chapitre III mais qu'il serait intéressant d'explorer est la flexibilité phénotypique des organes digestifs en fonction du type de moules mangées. En effet, il existe une flexibilité dans la taille et l'efficacité des organes suivant leur utilisation, et particulièrement pour les organes digestifs (Karasov et Del Rio, 2007; Piersma et Lindström, 1997; Starck, 2003). Cela est d'autant plus visible chez les prédateurs qui ne peuvent pas maintenir en permanence une taille maximale des organes digestifs au risque de réduire l'efficacité d'autres activités telles que le vol (Karasov, 1990, 1996; McWilliams et Karasov, 2001; Van Gils *et al.*, 2003). Ainsi, il a été observé chez les oiseaux de rivage des variations inverses entre la taille des organes digestifs et celle des muscles de vol (Battley *et al.*, 2000; Piersma *et al.*, 1999; Vézina *et al.*, 2010). Les organes digestifs sont donc flexibles et vont varier suivant le cycle de vie des espèces mais aussi

suivant le régime alimentaire des individus, et ce, souvent rapidement (Dekinga *et al.*, 2001; Kehoe *et al.*, 1988; Miller, 1975; Moore et Battley, 2006). Par exemple, un changement drastique dans la composition en matière peu digestible (moules versus moulée) de l'alimentation de bécasseaux maubèches peut entraîner un changement de plus de 60% de la taille du gésiers de ces oiseaux en seulement 5 à 10 jours (Dekinga *et al.*, 2001). Je n'ai trouvé que très peu d'étude ayant considéré la flexibilité digestive des canards mer (Fox *et al.*, 2008; Viain *et al.*, 2015), ce qui met en évidence les lacunes existantes dans la littérature à ce sujet. Dans cette étude de Fox *et al.* (2008), la masse des gésiers de macreuses en mue diminuait tout au long du processus de mue, alors que d'autres organes digestifs (intestin, foie, œsophage) étaient maintenus à un poids ou une taille constants. Donc la flexibilité de certains organes digestifs semble possible chez les canards de mer. Il serait alors pertinent de tester si différentes qualités de moules peuvent entraîner une telle flexibilité de leurs organes digestifs. Il faudrait pour cela donner différents régimes alimentaires de moules (différentes tailles et/ou provenances) pendant plusieurs jours à plusieurs semaines à des canards et voir les effets sur leurs paramètres de digestion (cf. méthodologie de Dekinga 2001). De plus, la taille des gésiers peut être estimée au cours d'une telle expérience par des mesures utilisant une méthode non invasive d'images échographiques (Dekinga *et al.*, 2001; Dietz *et al.*, 1999). Une telle expérience impliquerait une préparation de grandes quantités de moules (environ 1 à 2 kg de moules par jour et par individu) et toute la calibration de l'échographe. Mais de tels résultats auraient des implications importantes sur la capacité de ces espèces à s'adapter à différents habitats et mieux comprendre la sélection d'habitat suivant le cycle de vie de ces oiseaux.

SELECTION DE PROIES ET SELECTION D'HABITATS

Les chapitres II et III montrent que les canards de mer vont sélectionner différents types de moules afin d'améliorer la profitabilité de l'alimentation. Or la sélection de différents types de proies peut se faire à différentes échelles. Ils peuvent sélectionner les moules individuellement au sein d'un même habitat, et préférer les petites moules aux grosses par exemple ; ou ils peuvent sélectionner des habitats, notamment préférer certains bancs de moules de meilleure qualité ou même préférer les sites d'aquaculture aux zones intertidales. J'aborde la notion de sélection d'habitat dans le chapitre IV en essayant de prédire quel serait la profitabilité pour les canards, en termes de rendement énergétique net journalier, de différents habitats de moules recréés expérimentalement. Ainsi je montre qu'au moins trois paramètres des proies semblent importants pour caractériser les différents habitats et leur profitabilité pour des prédateurs sélectifs tels que les canards de mer : l'abondance totale et la distribution en taille des proies dans l'habitat, et la densité énergétique des proies. En effet, on voit dans le chapitre IV que la variation de ces différents paramètres entraîne des rendements énergétiques variables, pouvant expliquer les comportements de sélection d'habitat des canards de mer.

Ces paramètres peuvent varier parmi les habitats naturels de moules (bancs intertidaux et subtidaux de moules) intra- et interannuellement. Donc tout facteur ayant un impact sur un ou plusieurs de ces paramètres peut faire varier la qualité des habitats et potentiellement leur attraction comme habitat d'alimentation pour les canards. Par exemple, le cycle reproducteur des moules actives sexuellement (≥ 20 mm) est un des facteurs importants déterminant leur densité énergétique, et donc un banc de moules avant la ponte printanière sera probablement plus profitable qu'un banc de moules après la ponte (Dare et Edwards, 1975). Ainsi, les canards de mer pourraient sélectionner les bancs de moules en fonction de la ponte de ces dernières et, par exemple, synchroniser leur route de migration avec le cycle reproducteur de

leurs proies. Cette hypothèse a été émise pour les bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*) qui semblent synchroniser leurs étapes de migration avec les pics locaux de qualité de leurs proies benthiques, correspondant à la saison de reproduction de ces dernières (Van Gils *et al.*, 2005a). D'après un modèle construit par les auteurs de cette étude, ceci permettrait aux bécasseaux de maintenir des taux métaboliques minimaux et de potentiellement réduire la durée de leur migration printanière d'une semaine (Van Gils *et al.*, 2005a). Comme je l'ai déjà mentionné, peu d'études ont comparé la qualité énergétique de moules sauvages versus moules d'aquaculture, d'où notre choix d'utiliser les trois scénarios proposés dans le chapitre IV. Nous pensons que le scénario 2, où les moules intertidales et d'aquaculture ont la même valeur énergétique, est généralement le plus probable. Cependant, les autres scénarios montrent l'incidence sur le rendement énergétique lors de densités énergétiques des moules différentes et peut aider à mieux comprendre les possibles variations dans les préférences d'habitats d'alimentation des canards, notamment au sein d'un cycle annuel.

De nombreux facteurs peuvent déterminer l'abondance et la distribution en proies des habitats benthiques (Bergeron et Bourget, 1986; Cusson et Bourget, 2005; Hunt et Scheibling, 1998; McKindsey et Bourget, 2000; McKindsey et Bourget, 2001; Stillman *et al.*, 2000). Je mentionne par exemple, dans le chapitre IV, le cycle sur 4 ans des populations de moules lié au recrutement et à l'impact de la prédation (Larsen et Guillemette, 2000). D'autres facteurs importants pour cette espèce-proie nordique sont l'influence des glaces et des tempêtes sur les populations intertidales (Cusson et Bourget, 2005; Hunt et Scheibling, 1998; McCook et Chapman, 1997). Par exemple, Cusson et Bourget (2005) ont constaté une chute importante de l'abondance des moules (autant biomasse que densité) de toutes les tailles considérées dans un banc de moules en zone intertidale à la Pointe-Métis, Qc, Canada qui est passé de 8 000 g de masse fraîche de moules.m⁻² (ou 16 000 ind.m⁻²) en novembre 1979 à moins de 2 000 g de masse fraîche de moules.m⁻² (ou 4 000 ind.m⁻²) en mars 1980. Cette diminution

drastique était due, d'après les auteurs, à l'effet érosif des glaces et l'absence de recrutement de nouvelles moules (Cusson et Bourget, 2005). Il est possible que ces effets érosifs des glaces et des tempêtes soient moins forts pour les populations subtidales et pour les sites d'aquaculture. En effet, la zone intertidale est une zone exposée aux effets des vagues, des marées et de la glace (Bergeron et Bourget, 1986), supposément plus que la zone subtidale. En outre, les boudins de moules, tout comme les bancs de moules en zone subtidale, sont continuellement immergés et sont même coulés en hiver pour les protéger des glaces et maintenir une production en moules constante d'années en années (SODIM, 2005). Donc la qualité des habitats naturels de moules, surtout en zone intertidale, semble plus variable autant à l'échelle d'une année que sur plusieurs années comparativement aux sites d'aquaculture entretenus par l'homme afin de maintenir une production stable au cours du temps.

Le chapitre IV montre l'avantage énergétique que les sites d'aquaculture ont généralement par rapport aux sites intertidaux de qualité variable. En effet, l'aquaculture de moules est une des rares productions de nourriture effectuée par l'homme dans le milieu naturel en utilisant du naissain d'origine sauvage, et souvent située à proximité de bancs naturels. Ainsi, l'ensemble de ces constatations me portent à croire que les raids ponctuels des canards dans les sites d'aquaculture pourraient être en partie expliqués par la qualité des bancs naturels et leur variabilité, notamment à travers leur composition en différentes tailles et la densité énergétiques relatives des moules. Si cette hypothèse est vérifiée, il serait possible de prédire l'intensité de prédation dans les aquacultures en considérant la qualité des zones intertidales normalement utilisées par les canards. Une belle voie de recherche s'ouvre donc grâce aux prédictions du chapitre IV afin d'explorer plus en détail la déprédation des canards dans les mytilicultures et éventuellement mettre en place des méthodes de réduction des pertes plus efficaces.

VUE D'ENSEMBLE DE LA DEPREDATION PAR LES CANARDS DE MER

Au cours de mon projet de Doctorat, j'ai été en contact avec plusieurs acteurs de l'aquaculture de moules au Québec et à travers le monde, glanant des informations sur les problèmes de prédation par les canards rencontrés aux différents endroits. Je présente donc ici un aperçu non exhaustif de ce que j'ai pu apprendre sur ce problème.

Plusieurs espèces de canards de mer vivent le long de la côte Nord de l'Atlantique (Guillemette *et al.*, 1993; Guillemette *et al.*, 1992; Savard *et al.*, 1995). Des suivis GPS (www.seaturtle.org) montrent que certaines espèces de canards de mer (macreuses) passent l'hiver au Nord-Est des États-Unis (golfe du Maine) puis partent vers le Nord pour se reproduire en Arctique. Sur leur route de migration printanière, les canards longent la côte Est, faisant des escales pour accumuler un maximum de réserves avant la reproduction. En effet, la période de reproduction est critique d'un point de vue énergétique, autant pour les mâles qui doivent compétitionner pour trouver et garder les meilleures femelles, que pour les femelles qui doivent passer quatre semaines presque sans manger lors de l'incubation (Guillemette, 2001; Rigou et Guillemette, 2010). Les canards doivent avoir des réserves énergétiques suffisantes pour cette période, et donc accumuler rapidement une grande quantité de nourriture. Or, les sites de mytiliculture au Québec (Gaspésie, Îles-de-la-Madeleine, etc.) et dans les autres provinces atlantiques canadiennes (IPE, Provinces Maritimes) peuvent alors devenir des habitats d'alimentation pour les canards. Ainsi il est courant que les canards s'arrêtent sur leur route de migration aux sites d'aquaculture de moules, pour manger une grande partie voire l'entièreté des boudins de tailles de moules préférées, les collecteurs, et continuer ensuite leur route vers l'Arctique. D'après les suivis GPS, leur route de retour au site d'hivernage à l'automne semble plus directe, coupant à travers les terres plutôt que de longer les côtes comme au printemps. Ce phénomène pourrait expliquer pourquoi la prédation observée en Gaspésie est plus intense au

printemps qu'à l'automne (obs. pers.). En revanche, les espèces problématiques et les patrons de prédation semblent varier suivant la localisation des sites. Par exemple, les aquacultures de la Baie des Chaleurs, Qc, sont surtout visitées par des macreuses au printemps alors que les aquacultures aux Îles-de-la-Madeleine sont touchées par la prédation d'eiders à duvet principalement à l'automne (obs. pers.). Or les patrons de prédateurs sont souvent peu connus et basés uniquement sur des observations ponctuelles, donc des études plus poussées seraient nécessaires pour décrire et expliquer les problèmes de déprédation et leur intensité. Cependant, il est certain que la côte Atlantique est sévèrement touchée par ce problème de déprédation, au point que certains aquaculteurs soient obligés d'utiliser des filets d'exclusion autour de leur installation afin de réduire les pertes et maintenir leur industries (obs. pers.) (Newell, 2009).

Le long de la côte Pacifique du Canada, les relations entre aquacultures et canards de mer peuvent être différentes. En effet, les aquacultures d'huîtres sont fréquentes et leurs structures, qui offrent un substrat propice pour la fixation des moules, se font rapidement envahir par celles-ci (Connell, 2001; Holloway et Connell, 2002). Ainsi les canards de mer peuvent jouer un rôle positivement perçu par les ostréiculteurs en nettoyant les structures dédiées aux huîtres de leurs moules envahissantes (Kirk *et al.*, 2007; Žydelis *et al.*, 2009b). Il existe cependant des problèmes de déprédation dans les mytilicultures de la Colombie Britannique semblables aux problèmes de la côte Atlantique au point où l'utilisation de filet d'exclusion puisse être nécessaire (Rueggeberg et Booth, 1989).

Enfin plusieurs pays de l'Europe du Nord (Norvège, Suède, etc.) sont aussi touchés par la déprédation par différentes espèces de canards de mer (Ross et Furness, 2000; Rueggeberg et Booth, 1989) et là aussi l'utilisation de filets d'exclusion est une des méthodes les plus efficaces pour réduire ce problème (Ross et Furness, 2000). Ainsi cette thèse, *via* le chapitre V, a été en partie financée par le Conseil National de Norvège notamment pour trouver des solutions aux problèmes de déprédations par les

eidiers dans ce pays. En effet, plusieurs pays (Norvège, Écosse, Suède, État-Unis et Canada) utilisaient déjà la technique des filets d'exclusion, sans toutefois connaître le meilleur type de filet à utiliser.

LES METHODES D'EXCLUSION ET DE REDUCTION DE LA DEPREDATION

Plusieurs méthodes d'exclusion ou de réduction de la prédation des canards de mer dans les mytilicultures ont été développées, généralement basées sur des méthodes déjà existantes d'effarouchement des oiseaux des sites d'aquacultures (Curtis *et al.*, 1996; Draulans, 1987; Falker et Brittingham, 1998; Galbraith, 1992; Gorenzel *et al.*, 1994; Littauer, 1990; Littauer *et al.*, 1997). Ainsi, les méthodes sont de deux types, celles qui ont pour but d'effaroucher les oiseaux et celles qui sont des barrières physiques. L'efficacité de ces différentes méthodes est variable, et notamment leur effet sur le long terme (Ross et Furness, 2000). En effet, les méthodes d'effarouchement ont souvent une efficacité limitée dans le temps à cause de la capacité d'habituation des oiseaux, problème qui ne se pose pas avec des barrières physiques. De plus, mes observations des oiseaux au cours de cette thèse et ma revue de littérature sur ce sujet (Dionne, 2004; Dunthorn, 1971; Galbraith, 1992; Newell, 2009; Ross et Furness, 2000; Rueggeberg et Booth, 1989) m'a permis de développer des suggestions complémentaires de réduction de la déprédation dans les mytilicultures (Table 14).

Table 14 : Suggestions aux mytiliculteurs pour aider à réduire leurs problèmes de prédation par les canards de mer

Suggestions	Détails	Objectifs
Connaitre le problème de prédation	Espèce, abondance, moment de présence (années, saison, moment de la journée), type de moules vulnérables, comportements de prédation (ex. capacité d'habituation des oiseaux)	Développer des méthodes d'exclusion appropriées et efficaces sur le long terme pour des coûts moindres
Être rapide dans la réponse anti-prédatrice	Agir rapidement dès le début d'apparition de canards au site, garder son site discret (peu de bouées de surface)	Effarouchement plus facile des petits groupes de canards
Augmenter la difficulté pour les canards de s'alimenter sur les moules vulnérables		
Profondeur et visibilité sous l'eau	Placer les moules les plus vulnérables aux plus grandes profondeurs ou dans des zones turbides	Réduire la détection visuelle pour les moules préférées
Temps de recherche	Placer les boudins de moules de différentes tailles aléatoirement parmi l'ensemble du site d'aquaculture Utiliser des collecteurs autogérés (mélange de taille sur un même boudin)	Augmenter le temps de recherche des moules préférées
Caractéristiques morphologiques des moules	Adapter les méthodes de culture pour diminuer la profitabilité des moules de culture via leur caractéristiques morphologiques	Développer les mécanismes de défenses naturels des moules contre la prédation : plus grande taille, coquille plus épaisses, attachement plus fort lors de la présence des canards
Barrière physiques, méthodes d'effarouchement et présence au site	Placer des filets d'exclusion, des méthodes d'effarouchement, être présent au site, pourchasser les oiseaux par bateau, etc. Combiner différentes méthodes	Adapter les méthodes suivant le site et le problème de prédation.

Dans les situations extrêmes de prédation, la pose de filets d'exclusion sous l'eau semble être la solution la plus efficace sur le long terme (Ross et Furness, 2000). Ainsi, l'utilisation de filets d'exclusion est déjà courante dans plusieurs pays,

notamment en Amérique du Nord et en Europe (comm. pers.) (Ross et Furness, 2000; Rueggeberg et Booth, 1989). Par exemple, dans le Maine (USA), les mytiliculteurs utilisent des radeaux au lieu de filières car cela leur permet d'installer des filets d'exclusion plus facilement autour de leur production (comm. pers.). Les filets semblent même être indispensables pour protéger leurs moules de la déprédation hivernale par les eiders à duvet et ainsi permettre à l'industrie de se maintenir d'année en année.

D'après le chapitre V, il est nécessaire d'utiliser des filets de taille de maille inférieure à 6" et avec un brin épais afin d'exclure efficacement et de façon sécuritaire des eiders à duvet. Cependant, comme je le mentionne dans la discussion du chapitre V, cette conclusion est valable uniquement pour les eiders à duvet, et des études similaires devraient être faites pour d'autres espèces problématiques. En effet, l'Eider à duvet est l'espèce la plus grande des canards de mer, donc des tailles de maille inférieures devraient être nécessaires pour des espèces plus petites (macreuses, hareldes, garrots) (Rueggeberg et Booth, 1989). De plus, les utilisateurs de filets en milieu marin ouvert doivent s'assurer du bon entretien et de la minimisation des risques de mortalité pour les espèces sauvages. En effet, le problème de prise accidentelle, ou prise accessoire (« bycatch »), est très répandu dans le monde, et peut être dramatique pour de nombreuses espèces (poissons, tortues, oiseaux et mammifères marins) (Hall, 1996; Žydelis *et al.*, 2009a). Par exemple, Žydelis *et al.* (2009a) ont estimé qu'entre 100 000 et 200 000 oiseaux marins étaient tués annuellement par des prises accidentelles uniquement dans la Mer Baltique et la Mer du Nord. Les filets de pêche de type maillant et les filets mal entretenus voir libres de leurs structures d'encrage (filets à la dérive) sont généralement les plus mortels. Ainsi, je conseille aux mytiliculteurs d'utiliser des filets moins à risque (petites mailles et large brin) et de surveiller le bon état et la durabilité de leurs filets afin de réduire ce risque de prise accidentelle. Les expériences en captivité du chapitre V m'ont permis de déterminer quel type de filet est le plus approprié pour exclure les

eiders, mais il serait maintenant nécessaire de tester ce type de filet en milieu ouvert afin de tester sa résistance et son applicabilité dans un site d'aquaculture.

Finalement, je pense que le meilleur moyen pour combattre le problème de déprédation dans les mytilicultures est de combiner différentes méthodes simultanément (ex. utilisation de filets avec des méthodes d'effarouchement et une présence humaine au site importante) afin de rendre les sites d'aquaculture moins attractifs pour les canards de mer.

De plus, un autre élément que j'ai pu constater au cours de mon projet de thèse est que les études s'intéressant aux phénomènes de déprédation et leurs liens avec les habitats naturels sont rares et, d'après moi, manque pour mieux comprendre et combattre ce problème. Par exemple, une meilleure compréhension des variations intra- et interannuelles de l'intensité de déprédation des canards dans les mytilicultures (Galbraith, 1992), notamment par la surveillance de la qualité des bancs de moules sauvages, pourrait aider à prédire les patrons de prédation et ainsi mieux adapter et cibler les méthodes de réduction et d'exclusion. Aussi, il est possible que la prédation dans les aquacultures soit dépendante des besoins énergétiques des individus (Guillemette *et al.*, 2012), or il n'est pas connu quels individus fréquentent les aquacultures. Est-ce plutôt les femelles ou les mâles, les adultes ou les juvéniles, etc. ? Il serait possible que ce soit surtout des juvéniles qui fréquentent les aquacultures car leur manque d'expérience rendrait leur alimentation à base d'une ressource trop variable (les bancs de moules sauvages) plus à risque de ne pas atteindre un budget énergétique positif (Dionne, 2004; Goss-Custard et Dit Durell, 1987; Goss-Custard *et al.*, 1982).

Il existe donc encore une multitude de questions liées à l'alimentation des canards de mer dans les différents habitats de moules qui auraient besoin d'être considérées autant pour aider les aquaculteurs avec leur problème de déprédation que pour améliorer la conservation de ces grands prédateurs molluscivores dans un contexte de

changements climatiques rapides (D'Alba *et al.*, 2010; Jónsson *et al.*, 2009; Kendall *et al.*, 2004; Lehtikoinen *et al.*, 2006).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Afik, D. et Karasov, W.H. (1995). The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. *Ecology*, 76(7), 2247-2257.
- Akester, R.J. et Martel, A.L. (2000). Shell shape, dysodont tooth morphology, and hinge-ligament thickness in the bay mussel *Mytilus trossulus* correlate with wave exposure. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 78(2), 240-253.
- Aldrich, J.C. et Crowley, M. (1986). Condition and variability in *Mytilus edulis* (L.) from different habitats in Ireland. *Aquaculture*, 52(4), 273-286.
- Alerstam, T., Gudmundsson, G.A. et Johannesson, K. (1992). Resources for long distance migration: intertidal exploitation of *Littorina* and *Mytilus* by knots *Calidris Canutus* in Iceland. *Oikos*, 65(2), 179-189.
- Alunno-Bruscia, M., Bourget, E. et Fréchette, M. (2001). Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Marine Ecology - Progress Series*, 219, 177-188.
- Alunno-Bruscia, M., Petraitis, P.S., Bourget, E. et Fréchette, M. (2000). Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation *Oikos*, 90(1), 28-42.
- Anderson, E.M. et Lovvorn, J.R. (2011). Contrasts in energy status and marine foraging strategies of white-winged scoters (*Melanitta fusca*) and surf scoters (*M. perspicillata*). *The Auk*, 128(2), 248-257.
- Anderson, E.M., Lovvorn, J.R., Esler, D., Boyd, W.S. et Stick, K.C. (2009). Using predator distributions, diet, and condition to evaluate seasonal foraging sites: sea ducks and herring spawn. *Marine Ecology - Progress Series*, 386, 287-302.
- Archambault, P., McKindsey, C.W. et Bourget, E. (1999). Large-scale shoreline configuration influences phytoplankton concentration and mussel growth. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49, 193-208.
- Barnard, C.J. et Brown, C.A.J. (1981). Prey size selection and competition in the common shrew (*Sorex araneus* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(3), 239-243.
- Barras, S.C. et Godwin, K.C. (2005). Controlling bird predation at aquaculture facilities: frightening techniques. *SRAC Publication*, 401
- Battley, P.F., Piersma, T., Dietz, M.W., Tang, S., Dekinga, A. et Hulsman, K. (2000). Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 267(1439), 191-195.

- Bayne, B.L. (1976). *Marine mussels: their ecology and physiology*. (Vol. 10). Cambridge : Cambridge University Press.
- Bayne, B.L. et Worrall, C.M. (1980). Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Marine Ecology - Progress Series*, 3, 317-328.
- Beadman, H.A., Caldow, R.W.G., Kaiser, M.J. et Willows, R.I. (2003). How to toughen up your mussels: using mussel shell morphological plasticity to reduce predation losses. *Marine Biology*, 142(3), 487-494.
- Beauchamp, G. (2009). Functional response of staging semipalmated sandpipers feeding on burrowing amphipods. *Oecologia*, 161(3), 651-655.
- Belovsky, G.E. (1978). Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology*, 14(1), 105-134.
- Belovsky, G.E. (1984). Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *The American Naturalist*, 124(1), 97-115.
- Belovsky, G.E. (1986). Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoologist*, 26(1), 51-69.
- Bergeron, P. et Bourget, E. (1986). Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Marine Ecology - Progress Series*, 28, 129-145.
- Bergman, C.M., Fryxell, J.M., Gates, C.C. et Fortin, D. (2001). Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 289-300.
- Blaxter, K.L., Graham, N.M. et Wainman, F.W. (1956). Some observations on the digestibility of food by sheep, and on related problems. *British journal of nutrition*, 10, 69-91.
- Blicher, M.E., Rasmussen, L.M., Sejr, M.K., Merkel, F.R. et Rysgaard, S. (2011). Abundance and energy requirements of eiders (*Somateria spp.*) suggest high predation pressure on macrobenthic fauna in a key wintering habitat in SW Greenland. *Polar Biology*, 34(8), 1105-1116.
- Bourget, D., Savard, J.P.L. et Guillemette, M. (2007). Distribution, diet and dive behavior of barrow's and common goldeneyes during spring and autumn in the St. Lawrence Estuary. *Waterbirds*, 30(2), 230-240.
- Bourget, E., Archambault, D. et Bergeron, P. (1985). Effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent. *Naturaliste Canadien*, 112, 131-142.
- Bourget, E. et Lacroix, G. (1973). Aspects saisonniers de la fixation de l'épifaune benthique de l'étage infralittoral de l'estuaire du Saint-Laurent. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30(7), 867-880.
- Bozinovic, F., Novoa, F.F. et Sabat, P. (1997). Feeding and digesting fiber and tannins by an herbivorous rodent, *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 118(3), 625-630.
- Brinkman, A.G., Ens, B.J. et Kats, R. (2003). *Modelling the energy budget and prey choice of eider ducks*. Dans Alterra (dir.). (Vol. 839). Wageningen

- Brown, J.S. (1988). Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(1), 37-47.
- Brugger, K.E. et Nelms, C.O. (1991). Sucrose avoidance by American robins (*Turdus migratorius*): implications for control of bird damage in fruit crops. *Crop Protection*, 10(6), 455-460.
- Brun, E. (1971). Predation of *Chlamys islandica* (OF Müller) by eiders *Somateria spp.* *Astarte*, 4(1), 23-29.
- Bustnes, J.O. (1998). Selection of blue mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*, by size in relation to shell content. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 76(9), 1787-1790.
- Bustnes, J.O. et Erikstad, K.E. (1990). Size selection of common mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*: energy maximization or shell weight minimization? *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 68(11), 2280-2283.
- Bustnes, J.O., Systad, G.H. et Ydenberg, R.C. (2013). Changing distribution of flocking sea ducks as non-regenerating food resources are depleted. *Marine Ecology - Progress Series*, 484, 249-257.
- Cabanac, A.J. et Guillemette, M. (2001). Temperature and heart rate as stress indicators of handled common eider. *Physiology & Behavior*, 74(4-5), 475-479.
- Cantin, M., Bédard, J. et Milne, H. (1974). The food and feeding of common eiders in the St. Lawrence estuary in summer. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 52, 319-334.
- Carlson, J.C., Tupper, S.K., Werner, S.J., Pettit, S.E., Santer, M.M. et Linz, G.M. (2013). Laboratory efficacy of an anthraquinone-based repellent for reducing bird damage to ripening corn. *Applied Animal Behaviour Science*, 145(1-2), 26-31.
- Carrington, E. (2002). Seasonal variation in the attachment strength of blue mussels: causes and consequences. *Limnology and Oceanography*, 47(6), 1723-1733.
- Cayford, J.T. et Goss-Custard, J.D. (1990). Seasonal changes in the size selection of mussels, *Mytilus edulis*, by oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, an optimality approach. *Animal Behaviour*, 40, 609-624.
- Chalom, A. et Prado, P.I. (2012). *Parameter space exploration of ecological models*. : Department of Ecology, University of Sao Paulo.
- Chalom, A. et Prado, P.I. (2014). *pse: Parameter space exploration with Latin Hypercubes* (Version 0.3.4).
- Charnov, E.L. (1976a). Optimal foraging, attack strategy of a mantid. *The American Naturalist*, 110(971), 141-151.
- Charnov, E.L. (1976b). Optimal foraging, marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129-136.
- Christensen, B. et Persson, L. (1993). Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1), 1-9.

- Colin, S.P. et Dam, H.G. (2007). Comparison of the functional and numerical responses of resistant versus non-resistant populations of the copepod *Acartia hudsonica* fed the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Harmful Algae*, 6(6), 875-882.
- Collazo, J.A., Gilliam, J.F. et Miranda-Castro, L. (2010). Functional response models to estimate feeding rates of wading birds. *Waterbirds*, 33(1), 33-40.
- Connell, S.D. (2001). Urban structures as marine habitats: an experimental comparison of the composition and abundance of subtidal epibiota among pilings, pontoons and rocky reefs. *Marine Environmental Research*, 52(2), 115-125.
- Côté, I.M. et Jelnikar, E. (1999). Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235, 201-211.
- Cottam, C. (1939). *Food habits of North American diving ducks*. (Vol. 643). Washington : United States department of agriculture.
- Cox, T.M., Lewison, R.L., Žydelis, R., Crowder, L.B., Safina, C. et Read, A.J. (2007). Comparing effectiveness of experimental and implemented bycatch reduction measures: the ideal and the real. *Conservation Biology*, 21(5), 1155-1164.
- Crawley, M.J. (2012). *The R Book*. : Wiley.
- Cruz-Rivera, E. et Hay, M.E. (2000). Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*, 81(1), 201-219.
- Cummings, J.L., Byrd, R.W., Eddleman, W.R., Engeman, R.M. et Tupper, S.K. (2011). Effectiveness of AV-1011® to reduce damage to drill-planted rice from blackbirds. *The Journal of Wildlife Management*, 75(2), 353-356.
- Curtis, K.S., Pitt, W.C. et Conover, M.R. (1996). *Overview of techniques for reducing bird predation at aquaculture facilities*. (Vol. 12). Logan : The Jack Berryman Institute, Utah State University.
- Cusson, M. et Bourget, E. (2005). Small-scale variations in mussel (*Mytilus* spp.) dynamics and local production. *Journal of Sea Research*, 53, 255-268.
- D'Alba, L., Monaghan, P.A.T. et Nager, R.G. (2010). Advances in laying date and increasing population size suggest positive responses to climate change in common eiders *Somateria mollissima* in Iceland. *Ibis*, 152(1), 19-28.
- Dagys, M. et Žydelis, R. (2002). Bird bycatch in fishing nets in Lithuanian coastal waters in wintering season 2001 - 2002. *Acta zoologica Lituanica*, 12(3), 276-282.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A. et Cézilly, F. (2008). *Behavioural ecology*. Oxford : Oxford University Press.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A. et Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale : cours et questions de réflexion*. Paris : Dunod.
- Dare, P.J. et Edwards, D.B. (1975). Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conwy estuary,

- North Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 18, 89-97.
- Davies, R.W.D., Cripps, S.J., Nickson, A. et Porter, G. (2009). Defining and estimating global marine fisheries bycatch. *Marine Policy*, 33(4), 661-672.
- De Grazio, J.W. (1978). World bird damage problems. *Proceedings of the 8th Vertebrate Pest Conference*, 13.
- De Leeuw, J.J. (1999). Food intake rates and habitat segregation of tufted duck *Aythya fuligula* and scaup *Aythya marila* exploiting zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Ardea*, 87(1), 15-31.
- De Leeuw, J.J. et Van Eerden, M.R. (1992). Size selection in diving tufted ducks *Aythya fuligula* explained by differential handling of small and large mussels *Dreissena polymorpha*. *Ardea*, 80, 353-362.
- Dekinga, A., Dietz, M.W., Koolhaas, A. et Piersma, T. (2001). Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food. *Journal of Experimental Biology*, 204(12), 2167-2173.
- Dekinga, A. et Piersma, T. (1993). Reconstructing diet composition on the basis of feces in a mollusk-eating wader, the knot *Calidris canutus*. *Bird Study*, 40, 144-156.
- Dietz, M.W., Dekinga, A., Piersma, T. et Verhulst, S. (1999). Estimating organ size in small migrating shorebirds with ultrasonography: an intercalibration exercise. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(1), 28-37.
- Dingemanse, N.J. et Wolf, M. (2010). Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3947-3958.
- Dionne, M. (2004). *Relationship between diving ducks and mussel aquaculture in Prince Edward Island, Canada* (Master thesis). University of New Brunswick, Fredericton, (Canada).
- Dionne, M., Lauzon-Guay, J.S., Hamilton, D.J. et Barbeau, M.A. (2006). Protective socking material for cultivated mussels: a potential non-disruptive deterrent to reduce losses to diving ducks. *Aquaculture International*, 14(6), 595-613.
- Domínguez-Bello, M.G., Michelangeli, F., Ruiz, M.C., García, A. et Rodríguez, E. (1994). Ecology of the folivorous hoatzin (*Opisthocomus hoazin*) on the venezuelan plains. *The Auk*, 111(3), 643-651.
- Dorr, B.S., Burger, L.W., Barras, S.C. et Godwin, K.C. (2012). Double-crested cormorant distribution on catfish aquaculture in the Yazoo River Basin of Mississippi. *Wildlife Society Bulletin*, 36(1), 70-77.
- Draulans, D. (1982). Foraging and size selection of mussels by the tufted duck, *Aythya fuligula*. *Journal of Animal Ecology*, 51, 943-956.
- Draulans, D. (1984). Sub-optimal mussel selection by tufted ducks *Aythya fuligula*: test of a hypothesis. *Animal Behaviour*, 32, 1192-1196.
- Draulans, D. (1987). The effectiveness of attempts to reduce predation by fish-eating birds: a review. *Biological Conservation*, 41, 219-232.

- Dunthorn, A.A. (1971). The predation of cultivated mussels by eiders. *Bird Study*, 18(2), 107-112.
- Durant, D., Fritz, H., Blais, S. et Duncan, P. (2003). The functional response in three species of herbivorous *Anatidae*: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology*, 72(2), 220-231.
- Elner, R.W. (1978). The mechanics of predation by the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), on the edible mussel, *Mytilus edulis* L. *Oecologia* 36(3), 333-344.
- Emlen, J.M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100(916), 611-617.
- Erichsen, J.T., Krebs, J.R. et Houston, A.I. (1980). Optimal foraging and cryptic prey. *Journal of Animal Ecology*, 49(1), 271-276.
- Evans, P.R. (1976). Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64, 117-139.
- Falker, T.S. et Brittingham, M.C. (1998). *Controlling birds at aquaculture facilities*. (Wildlife damage controle) (Vol. 12). University Park, State College, PA : The Pennsylvania State University.
- FAO. (2003). *État de l'aquaculture dans le monde*. (Vol. 886). Rome : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO.
- FAO. (2010). *World aquaculture*. Rome : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO.
- FAO. (2012). *La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture* Rome : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO.
- Farnsworth, K.D. et Illius, A.W. (1998). Optimal diet choice for large herbivores: an extended contingency model. *Functional Ecology*, 12(1), 74-81.
- Fortin, D., Fryxell, J.M. et Pilote, R. (2002). The temporal scale of foraging decisions in bison. *Ecology*, 83(4), 970-982.
- Fox, A.D., Hartmann, P. et Petersen, I.K. (2008). Changes in body mass and organ size during remigial moult in common scoter *Melanitta nigra*. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 35-40.
- Fréchette, M. (2012). Self-thinning, biodeposit production, and organic matter input to the bottom in mussel suspension culture. *Journal of Sea Research*, 67, 10-12.
- Fukuyama, A. et Oliver, J. (1985). Sea star and walrus predation on bivalves in Norton Sound, Bering Sea, Alaska. *Ophelia*, 24(1), 17-36.
- Galbraith, C. (1992). *Mussel farms: their management alongside eider ducks*. (2 éd.). Edinburgh (United Kingdom) : Scottish Natural Heritage.
- Gendron, R.P. et Staddon, J.E.R. (1983). Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *The American Naturalist*, 121(2), 172-186.

- Gill, J.A., Sutherland, W.J. et Norris, K. (2001). Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 268(1465), 369-376.
- Glahn, J.F. et Brugger, K.E. (1995). The impact of double-crested cormorants on the Mississippi delta catfish industry: a bioenergetics model. *Colonial Waterbirds*, 18(Special Publication 1), 168-175.
- Glahn, J.F. et King, D.T. (2004). *Bird depredation*. Lincoln : USDA National Wildlife Research Center, University of Nebraska.
- Glahn, J.F., Rasmussen, E.S., Tomsa, T. et Preusser, K.J. (1999). Distribution and relative impact of avian predators at aquaculture facilities in the Northeastern United States. *North American Journal of Aquaculture*, 61, 340-348.
- Gorenzel, W.P., Conte, F.S. et Salmon, T.P. (1994). *Bird damage at aquaculture facilities*. (Prevention and control of wildlife damage). Lincoln : University of Nebraska.
- Gosler, A.G. et Greenwood, J.J.D. (1995). Predation risk and the cost of being fat. *Nature*, 377(6550), 621.
- Gosling, E. (2003). *Bivalve molluscs: biology, ecology and culture*. (1 éd.). Oxford : Fishing News Books.
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G., Clarke, R.T., Dit Durell, S.E.A.L.V. et Sutherland, W.J. (1995). Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. I. Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology*, 64(2), 265-276.
- Goss-Custard, J.D. et Dit Durell, S.E.A.L.V. (1987). Age-related effects in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference. *Journal of Animal Ecology*, 56(2), 521-536.
- Goss-Custard, J.D., Sitters, H.P. et Swinfen, R. (1982). Age structure and survival of a wintering population of oystercatchers. *Bird Study*, 29, 83-98.
- Goss-Custard, J.D., West, A.D., Caldow, R.W.G., Dit Durell, S.E.A.L.V., McGrorty, S. et Urfi, J. (1996). An empirical optimality model to predict the intake rates of feeding oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *Ardea*, 84A, 199-214.
- Goss-Custard, J.D., West, A.D., Yates, M.G., Caldow, R.W.G., Stillman, R.A., Bardsley, L., Castilla, J., Castro, M., Dierschke, V., Dit Durell, S.E.A.L.V., Eichhorn, G., Ens, B.J., Exo, K.M., Udayangani-Fernando, P.U., Ferns, P.N., Hockey, P.A.R., Gill, J.A., Johnstone, I., Kalejta-Summers, B., Masero, J.A., Moreira, F., Nagarajan, R.V., Owens, I.P.F., Pacheco, C., Perez-Hurtado, A., Rogers, D., Scheiffarth, G., Sitters, H., Sutherland, W.J., Triplet, P., Worrall, D.H., Zharikov, Y., Zwarts, L. et Pettifor, R.A. (2006). Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biological Reviews*, 81(4), 501-529.

- Goudie, R.I. et Ankney, C.D. (1986). Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology*, 67(6), 1475-1482.
- Grandy, J.W.I.V. (1972). Digestion and passage of blue mussels eaten by black ducks. *The Auk*, 89(1), 189-190.
- Guglielmo, C.G. et Karasov, W.H. (1993). Endogenous mass and energy losses in ruffed grouse. *The Auk*, 110(2), 386-390.
- Guillemette, M. (1994). Digestive-rate constraint in wintering common eider (*Somateria mollissima*): implications for flying capabilities. *The Auk*, 111(4), 900-909.
- Guillemette, M. (1998). The effect of time and digestion constraints in common eiders while feeding and diving over blue mussel beds. *Functional Ecology*, 12(1), 123-131.
- Guillemette, M. (2001). Foraging before spring migration and before breeding in common eiders: does hyperphagia occur? *Condor*, 103(3), 633-638.
- Guillemette, M. et Himmelman, J.H. (1996). Distribution of wintering common eiders over mussel beds: does the ideal free distribution apply? *Oikos*, 76(3), 435-442.
- Guillemette, M., Himmelman, J.H., Barette, C. et Reed, A. (1993). Habitat selection by common eiders in winter and its interaction with flock size. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 71(6), 1259-1266.
- Guillemette, M. et Larsen, J.K. (2002). Postdevelopment experiments to detect anthropogenic disturbances: the case of sea ducks and wind parks. *Ecological Applications*, 12(3), 868-877.
- Guillemette, M. et Ouellet, J.-F. (2005). Temporary flightlessness as a potential cost of reproduction in pre-laying common eiders *Somateria mollissima*. *Ibis*, 147(2), 301-306.
- Guillemette, M., Reed, A. et Himmelman, J.H. (1996). Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St Lawrence: evidence of prey depletion. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 74(1), 32-38.
- Guillemette, M., Richman, S.E., Portugal, S.J. et Butler, P.J. (2012). Behavioural compensation reduces energy expenditure during migration hyperphagia in a large bird. *Functional Ecology*, 26(4), 876-883.
- Guillemette, M., Woakes, A.J., Henaux, V., Grandbois, J.M. et Butler, P.J. (2004). The effect of depth on the diving behaviour of common eiders. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 82(11), 1818-1826.
- Guillemette, M., Ydenberg, R.C. et Himmelman, J.H. (1992). The role of energy-intake rate in prey and habitat selection of common eiders *Somateria mollissima* in winter: a risk-sensitive interpretation. *Journal of Animal Ecology*, 61(3), 599-610.
- Hall, M.A. (1996). On bycatches. *Reviews in fish biology and fisheries*, 6(3), 319-352.

- Hamilton, D.J. (2000). Direct and indirect effects of predation by common eiders and abiotic disturbance in an intertidal community. *Ecological Monographs*, 70(1), 21-43.
- Hamilton, D.J., Nudds, T.D. et Neate, J. (1999). Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by common eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. *The Auk*, 116(2), 403-416.
- Heath, J.P. et Gilchrist, H.G. (2010). When foraging becomes unprofitable: energetics of diving in tidal currents by common eiders wintering in the Arctic. *Marine Ecology - Progress Series*, 403, 279-290.
- Heath, J.P., Gilchrist, H.G. et Ydenberg, R. (2010). Interactions between rate processes with different timescales explain counterintuitive foraging patterns of arctic wintering eiders. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 277, 3179-3186.
- Hilton, G.M., Furness, R.W. et Houston, D.C. (2000). A comparative study of digestion in North Atlantic seabirds. *Journal of Avian Biology*, 31(1), 36-46.
- Hilton, G.M., Houston, D.C. et Furness, R.W. (1998). Which components of diet quality affect retention time of digesta in seabirds? *Functional Ecology*, 12(6), 929-939.
- Hirakawa, H. (1997a). Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores. *Oikos*, 78(1), 37-47.
- Hirakawa, H. (1997b). How important is digestive quality? A correction of Verlinden and Wiley's digestive rate model - Comment. *Evolutionary Ecology*, 11(2), 249-251.
- Holling, C.S. (1959a). The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Holling, C.S. (1959b). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91, 385-398.
- Holling, C.S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 45
- Holloway, M.G. et Connell, S.D. (2002). Why do floating structures create novel habitats for subtidal epibiota? *Marine Ecology - Progress Series*, 235, 43-52.
- Hoogerhoud, R.J.C. (1986). The adverse-effects of shell ingestion for molluscivorous cichlids, a constructional morphological approach. *Netherlands Journal of Zoology*, 37(3-4), 277-300.
- Hughes, R.N. et Griffiths, C.L. (1988). Self-thinning in barnacles and mussels: the geometry of packing. *The American Naturalist*, 132(4), 484-491.
- Hunt, H.L. et Scheibling, R.E. (1998). Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology - Progress Series*, 167, 155-169.

- Hunt, H.L. et Scheibling, R.E. (2001). Predicting wave dislodgment of mussels: variation in attachment strength with body size, habitat, and season. *Marine Ecology - Progress Series*, Vol. 213, 157-164.
- Illiuss, A.W., Gordon, I.J., Elston, D.A. et Milne, J.D. (1999). Diet selection in goats: a test of intake-rate maximization. *Ecology*, 80(3), 1008-1018.
- Jackson, S. (1992). Do seabird gut sizes and mean retention times reflect adaptation to diet and foraging method? *Physiological Zoology*, 65(3), 674-697.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 14(4), 413-417.
- Jamieson, S.E., Gilchrist, H.G., Merkel, F.R., Diamond, A.W. et Falk, K. (2006). Endogenous reserve dynamics of northern common eiders wintering in Greenland. *Polar Biology*, 29(7), 585-594.
- Jeschke, J.M., Kopp, M. et Tollrian, R. (2002). Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs*, 72(1), 95-112.
- Jónsson, J.E., Gardarsson, A., Gill, J.A., Petersen, A. et Gunnarsson, T.G. (2009). Seasonal weather effects on the common eider, a subarctic capital breeder, in Iceland over 55 years. *Clim Res*, 38, 237-248.
- Kaiser, M.J., Galanidi, M., Showler, D.A., Elliott, A.J., Caldow, R.W.G., Rees, E.I.S., Stillman, R.A. et Sutherland, W.J. (2006). Distribution and behaviour of common scoter *Melanitta nigra* relative to prey resources and environmental parameters. *Ibis*, 148, 110-128.
- Karasov, W.H. (1990). Digestion in birds, chemical and physiological determinants and ecological implications. *Avian biology*, 13, 391-415.
- Karasov, W.H. (1996). Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. Dans Carey, C. (dir.), *Avian energetics and nutritional ecology* (p. 61-84). New York : Chapman and Hall.
- Karasov, W.H. et Cork, S.J. (1996). Test of a reactor-based digestion optimization model for nectar-eating rainbow lorikeets. *Physiological Zoology*, 69(1), 117-138.
- Karasov, W.H. et Del Rio, C.M. (2007). *Physiological ecology: how animals process energy, nutrients and toxins*. Princeton and Oxford : Princeton University Press.
- Karasov, W.H., Phan, D., Diamond, J.M. et Carpenter, F.L. (1986). Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *The Auk*, 103(3), 453-464.
- Karayucel, S. et Karayucel, I. (2000). The effect of environmental factors, depth and position on the growth and mortality of raft-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* L.). *Aquaculture Research*, 31(12), 893-899.
- Kautsky, N. (1982a). Growth and size structure in a baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology*, 68, 117-133.
- Kautsky, N. (1982b). Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology*, 68, 143-160.

- Kehoe, F.P., Ankney, C.D. et Alisauskas, R.T. (1988). Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 66(7), 1597-1602.
- Kendall, M.A., Burrows, M.T., Southward, A.J. et Hawkins, S.J. (2004). Predicting the effects of marine climate change on the invertebrate prey of the birds of rocky shores. *Ibis*, 146, 40-47.
- Kenward, R.E. et Sibly, R.M. (1977). Woodpigeon (*Columba palumbus*) feeding preference explained by a digestive bottleneck. *Journal of Applied Ecology*, 14(3), 815-826.
- Kirk, M., Esler, D. et Boyd, W.S. (2007). Morphology and density of mussels on natural and aquaculture structure habitats: implications for sea duck predators. *Marine Ecology - Progress Series*, 346, 179-187.
- Kirk, M., Esler, D., Iverson, S.A. et Boyd, W.S. (2008). Movements of wintering surf scoters: predator responses to different prey landscapes. *Oecologia*, 155(4), 859-867.
- Kobak, J. et Kakareko, T. (2011). The effectiveness of the induced anti-predator behaviour of zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the presence of molluscivorous roach *Rutilus rutilus*. *Aquatic Ecology*, 45(3), 357-366.
- Kobak, J., Kakareko, T. et Poznańska, M. (2010). Changes in attachment strength and aggregation of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the presence of potential fish predators of various species and size. *Hydrobiologia*, 644(1), 195-206.
- Krebs, J.R. et Davies, N.B. (1997). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. (4 éd.). Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I. et Charnov, E.L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25(30-38)
- Labarta, U., Fernández-Reiríz, M. et JMF, B. (1997). Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology - Progress Series*, 152, 167-173.
- Lachance-Bernard, M., Daigle, G., Himmelman, J.H. et Fréchette, M. (2010). Biomass-density relationships and self-thinning of blue mussels (*Mytilus spp.*) reared on self-regulated longlines. *Aquaculture*
- Lachance, A.A., Myrand, B., Tremblay, R., Koutitonsky, V. et Carrington, E. (2008). Biotic and abiotic factors influencing attachment strength of blue mussels *Mytilus edulis* in suspended culture. *Aquatic Biology*, 2, 119-129.
- Larsen, J.K. et Guillemette, M. (2000). Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. *Marine Ecology - Progress Series*, 201, 301-309.
- Larsen, J.K. et Guillemette, M. (2007). Effects of wind turbines on flight behaviour of wintering common eiders: implications for habitat use and collision risk. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 516-522.

- Laursen, K., Asferg, K.S., Frikke, J. et Sunde, P. (2009). Mussel fishery affects diet and reduces body condition of eiders *Somateria mollissima* in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, 62(1), 22-30.
- Lauzon-Guay, J.S., Hamilton, D.J. et Barbeau, M.A. (2005). Effect of mussel density and size on the morphology of blue mussels (*Mytilus edulis*) grown in suspended culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture*, 249, 265-274.
- Lee, C.Y., Lim, S.S.L. et Owen, M.D. (1990). The rate and strength of byssal reattachment by blue mussels (*Mytilus edulis* L.). *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 68(9), 2005-2009.
- Lehikoinen, A., Kilpi, M. et Öst, M. (2006). Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology*, 12(7), 1355-1365.
- Lemaire, N., Pellerin, J., Fournier, M., Girault, L., Tamigneaux, E., Cartier, S. et Pelletier, E. (2006). Seasonal variations of physiological parameters in the blue mussel *Mytilus* spp. from farm sites of eastern Quebec. *Aquaculture* 261, 729-751.
- Leopold, M.F., Kats, R.K.H. et Ens, B.J. (2001). Diet (preferences) of common eiders *Somateria mollissima*. *Wadden Sea Newsletter*, 1, 25-31.
- Levey, D.J. et Duke, G.E. (1992). How do frugivores process fruit? Gastrointestinal transit and glucose absorption in cedar waxwings (*Bombycilla cedrorum*). *The Auk*, 109(4), 722-730.
- Lewis, T.L., Esler, D., Boyd, W.S. et Żydelis, R. (2005). Nocturnal foraging behavior of wintering surf scoters and white-winged scoters. *The Condor*, 107(3), 637-647.
- Lindstrom, Å., Klaassen, M. et Kvist, A. (1999). Variation in energy intake and basal metabolic rate of a bird migrating in a wind tunnel. *Functional Ecology*, 13(3), 352-359.
- Linz, G.M., Homan, H.J., Werner, S.J., Hagy, H.M. et Bleier, W.J. (2011). Assessment of bird-management strategies to protect sunflowers. *BioScience*, 61(12), 960-970.
- Littauer, G. (1990). *Avian predators : frightening techniques for reducing bird damage at aquaculture facilities*. (Vol. 401). : Southern Regional Aquaculture Center.
- Littauer, G.A., Glahn, J.F., Reinhold, D.S. et Brunson, M.W. (1997). *Control of bird predation at aquaculture facilities: strategies and cost estimates*. (Vol. 402). : Southern Regional Aquaculture Center.
- Livezey, B.C. (1995). Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (*Anatidae: Mergini*). *The Condor*, 97(1), 233-255.
- Lopez-Calleja, M.V. et Bozinovic, F. (2000). Energetics and nutritional ecology of small herbivorous birds. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(411-420)

- Lovvorn, J.R. (1994). Biomechanics and foraging profitability: an approach to assessing trophic needs and impacts of diving ducks. *Hydrobiologia*, 280, 223-233.
- Lovvorn, J.R. et Gillingham, M.P. (1996). Food dispersion and foraging energetics: a mechanistic synthesis for field studies of avian benthivores. *Ecology*, 77(2), 435-451.
- Lovvorn, J.R. et Jones, D.R. (1991). Effects of body size, body fat and change in pressure with depth on buoyancy and costs of diving in ducks (*Aythya spp.*). *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 69(11), 2879-2887.
- Lovvorn, J.R., Richman, S.E., Grebmeier, J.M. et Cooper, L.W. (2003). Diet and body condition of spectacled eiders wintering in pack ice of the Bering Sea. *Polar Biology*, 26, 259-267.
- Lutz, R.A. (dir.). (1980). *Mussel culture and harvest: a North American perspective* (Vol. 7) : Elsevier Scientific Publishing Company.
- MacArthur, R.H. et Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment *The American Naturalist*, 100(916), 603-609.
- Mallet, A. et Myrand, B. (1995). The culture of the blue mussel in Atlantic Canada. Dans Boghen, A. D. (dir.), *Cold-water aquaculture in Atlantic Canada* (2 éd., p. 256-295) : The canadian institut for research on regional development.
- Martin, G.R., Jarrett, N. et Williams, M. (2007). Visual fields in blue ducks *Hymenolaimus malacorhynchos* and pink-eared ducks *Malacorhynchus membranaceus*: visual and tactile foraging. *Ibis*, 149(1), 112-120.
- Maynard-Smith, J. (1974). *Models in ecology*. Cambridge : University Press.
- McCook, L.J. et Chapman, A.R.O. (1997). Patterns and variations in natural succession following massive ice-scour of a rocky intertidal seashore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 214(1-2), 121-147.
- McGrorty, S., Clarke, R.T., Reading, C.J. et Goss-Custard, J.D. (1990). Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon. *Marine Ecology - Progress Series*, 67, 157-169.
- McKindsey, C.W., Anderson, R.M., Barnes, P., Courtenay, S., Landry, T. et Skinner, M. (2006). Effects of shellfish aquaculture on fish habitat. *Canadian Science Advisory Secretariat*(1-84)
- McKindsey, C.W., Archambault, P., Callier, M.D. et Olivier, F. (2011). Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 89 622-646.
- McKindsey, C.W. et Bourget, E. (2000). Explaining mesoscale variation in intertidal mussel community structure. *Marine Ecology - Progress Series*, 205, 155-170.

- McKindsey, C.W. et Bourget, E. (2001). Diversity of a northern rocky intertidal community: the influence of body size and succession. *Ecology*, 82(12), 3462–3478.
- McWilliams, S.R. et Karasov, W.H. (2001). Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 128(3), 577–591.
- Meire, P.M. et Ervynck, A. (1986). Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)? *Animal Behaviour*, 34, 1427–1435.
- Melvin, E.F., Parrish, J.K. et Conquest, L.L. (1999). Novel tools to reduce seabird bycatch in coastal gillnet fisheries. *Conservation Biology*, 13(6), 1386–1397.
- Merkel, F.R. (2004). Impact of hunting and gillnet fishery on wintering eiders in Nuuk, southwest Greenland. *Waterbirds*, 27(4), 469–479.
- Merkel, F.R., Jamieson, S.E., Falk, K. et Mosbech, A. (2007a). The diet of common eiders wintering in Nuuk, Southwest Greenland. *Polar Biology*, 30(2), 227–234.
- Merkel, F.R., Mosbech, A., Jamieson, S.E. et Falk, K. (2007b). The diet of king eiders wintering in Nuuk, Southwest Greenland, with reference to sympatric wintering common eiders. *Polar Biology*, 30, 1593–1597.
- Miller, M.R. (1975). Gut morphology of mallards in relation to diet quality. *The Journal of Wildlife Management*, 39(1), 168–173.
- Miller, M.R. et Reinecke, K.J. (1984). Proper expression of metabolizable energy in avian energetics. *Condor*, 86(4), 396–400.
- Moeser, G.M. et Carrington, E. (2006). Seasonal variation in mussel byssal thread mechanics. *Journal of Experimental Biology*, 209(10), 1996–2003.
- Moeser, G.M. et Leba, H. (2006). Seasonal influence of wave action on thread production in *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Biology*, 209(5), 881–890.
- Moore, S.J. et Battley, P.F. (2006). Differences in the digestive organ morphology of captive and wild brown teal *Anas chlorotis* and implications for releases. *Bird Conservation International*, 16(3), 253–264.
- Morand-Ferron, J., Varennes, E. et Giraldeau, L.A. (2011). Individual differences in plasticity and sampling when playing behavioural games. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 278 (1709), 1223–1230.
- Morgan, K.N. et Tromborg, C.T. (2007). Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, 102(3–4), 262–302.
- Myrand, B., Guderley, H. et Himmelman, J.H. (2000). Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology - Progress Series*, 197, 193–207.
- Nagarajan, R., Lea, S.E.G. et Goss-Custard, J.D. (2006). Seasonal variations in mussel, *Mytilus edulis* L. shell thickness and strength and their ecological

- implications. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 339(2), 241-250.
- Nagarajan, R., Lea, S.E.G. et GossCustard, J.D. (2002). Reevaluation of patterns of mussel (*Mytilus edulis*) selection by european oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 80, 846-853.
- Nehls, G. (2001). Food selection by eiders: why quality matters? *Wadden Sea Newsletter*, 1, 39-41.
- Nehls, G. et Ketzenberg, C. (2002). Do common eiders *Somateria mollissima* exhaust their food resources? A study on natural mussel *Mytilus edulis* beds in the wadden sea. *Danish Review of Game Biology*, 16, 47-61.
- Nemtsov, S.C. et Olsvig-Whittaker, L. (2003). The use of netting over fishponds as a hazard to waterbirds. *Waterbirds*, 26(4), 416-423.
- Newell, C. (2009). *Mussel aquaculture: farming the sea in Maine*. Récupéré de <http://www.pemaquidmussels.com/sites/pemaquidmussels.com/files/docs/09mm.pdf>
- Nilsson, L. (1972). Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scandinavica* 3(1), 55-78.
- Nolet, B.A., Gyimesi, A. et Klaassen, R.H.G. (2006). Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site: a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1285-1292.
- Nolet, B.A. et Klaassen, M. (2005). Time and energy constraints in demanding phases of the annual cycle: an example of time limitation in refuelling migratory swans. *Oikos*, 111(2), 302-310.
- Norberg, J. et Tedengren, M. (1995). Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 186, 207-220.
- Nystrom, K.G.K., Pehrsson, O. et Broman, D. (1991). Food of juvenile common eiders (*Somateria mollissima*) in areas of high and low salinity. *The Auk*, 108(2), 250-256.
- Okuyama, T. (2009). Local interactions between predators and prey call into question commonly used functional responses. *Ecological Modelling*, 220(9-10), 1182-1188.
- Oosterhuis, R. et Van Dijk, K. (2002). Effect of food shortage on the reproductive output of common eiders *Somateria mollissima* breeding at Griend (Wadden Sea). *Atlantic Seabirds*, 4(1), 29-38.
- Ormerod, S.J. et Watkinson, A.R. (2000). Editors' introduction: birds and agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), 699-705.
- Ouellet, J.F. (2013). *Sélection des ressources hivernales chez le garrot d'islande (Bucephala islandica) de la population de l'Est de l'Amérique du Nord, potentiel de compétition avec le garrot à oeil d'or (B. clangula) et*

- implications pour sa conservation*. Université du Québec à Rimouski. Doctorat.
- Ouellet, J.F., Vanpé, C. et Guillemette, M. (2013). The body size-dependent diet composition of North American sea ducks in winter. *PLoS ONE*, 8(6), e65667.
- Parker, H. et Holm, H. (1990). Patterns of nutrient and energy-expenditure in female common eiders nesting in the high arctic *Auk*, 107(4), 660-668.
- Parker, M.A. (1984). Local food depletion and the foraging behavior of a specialist grasshopper, *Hesperotettix Viridis*. *Ecology*, 65(3), 824-835.
- Peer, B.D., Homan, H.J., Linz, G.M. et Bleier, W.J. (2003). Impact of blackbird damage to sunflower: bioenergetic and economic models. *Ecological Applications*, 13(1), 248-256.
- Pennycuik, C.J. (1969). The mechanics of bird migration. *Ibis*, 111(4), 525-556.
- Penry, D.L. et Jumars, P.A. (1987). Modeling animal guts as chemical reactors. *The American Naturalist*, 129(1), 69-96.
- Perry, M.C., Wells-Berlin, A.M., Kidwell, D.M. et Osenton, P.C. (2007). Temporal changes of populations and trophic relationships of wintering diving ducks in Chesapeake Bay. *Waterbirds*, 30(sp1), 4-16.
- Piersma, T., Dekinga, A., Van Gils, J.A., Achterkamp, B. et Visser, G.H. (2003). Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird - I. Foraging and processing costs estimated by the doubly labelled water method. *Journal of Experimental Biology*, 206(19), 3361-3368.
- Piersma, T., Gudmundsson, G.A. et Lilliendahl, K. (1999). Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(4), 405-415.
- Piersma, T., Koolhaas, A. et Dekinga, A. (1993). Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *The Auk*, 110(3), 552-564.
- Piersma, T. et Lindström, Å. (1997). Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(4), 134-138.
- Piersma, T., Van Gils, J.A., De Goeij, P. et Van Der Meer, J. (1995). Holling's functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. *Journal of Animal Ecology*, 64(4), 493-504.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. et Team, R.D.C. (2013). *nlme: linear and nonlinear mixed effects models* (Version 3.1-111).
- Price, I.M. et Nickum, J.G. (1995). Aquaculture and birds: the context for controversy. *Colonial Waterbirds*, 18, 33-45.
- Prop, J. et Vulink, T. (1992). Digestion by barnacle geese in the annual cycle: the interplay between retention time and food quality. *Functional Ecology*, 6(2), 180-189.

- Pulliam, H.R. (1974). On the theory of optimal diets. *The American Naturalist*, 108(959), 59-74.
- Pyke, G.H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *15*, 523-575.
- Quaintenne, G., Van Gils, J.A., Bocher, P., Dekinga, A. et Piersma, T. (2010). Diet selection in a molluscivore shorebird across Western Europe: does it show short- or long-term intake rate-maximization? *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 53-62.
- Quinney, T.E. et Ankney, C.D. (1985). Prey size selection by tree swallows. *The Auk*, 102(2), 245-250.
- R Development Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Récupéré de <http://www.R-project.org/>
- Raffaelli, D., Falcy, V. et Galbraith, C. (1990). Eider predation and the dynamics of mussel-bed communities. *Trophic relationships in the marine environment*, 157-169.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. et Dingemanse, N.J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318.
- Rechten, C., Avery, M. et Stevens, A. (1983). Optimal prey selection: why do great tits show partial preferences? *Animal Behaviour*, 31, 576-584.
- Richman, S.E. et Lovvorn, J.R. (2003). Effects of clam species dominance on nutrient and energy acquisition by spectacled eiders in the Bering Sea. *Marine Ecology - Progress Series*, 261, 283-297.
- Richman, S.E. et Lovvorn, J.R. (2004). Relative foraging value to lesser scaup ducks of native and exotic clams from San Francisco bay. *Ecological Applications*, 14(4), 1217-1231.
- Richman, S.E. et Lovvorn, J.R. (2008). Costs of diving by wing and foot propulsion in a sea duck, the white-winged scoter. *Journal of comparative physiology B*, 178, 321-332.
- Rigou, Y. et Guillemette, M. (2010). Foraging effort and pre-laying strategy in breeding common eiders. *Waterbirds*, 33(3), 314-322.
- Ritz, C. et Streibig, J.C. (2008). *Nonlinear regression with R* New York : Springer.
- Rizzolo, D.J., Esler, D., Roby, D.D. et Jarvis, R.L. (2005). Do wintering harlequin ducks forage nocturnally at high latitudes? *Condor*, 107(1), 173-177.
- Ross, B.P. et Furness, R.W. (2000). *Minimising the impact of eiders ducks on mussel farming*. Glasgow : University of Glasgow.
- Rueggeberg, H. et Booth, J. (1989). *Marine birds and aquaculture in British Columbia: preventing predation by scoters on a West coast mussel farm*. (Vol. 74). Delta, BC : Canadian Wildlife Service, Pacific and Yukon region, British Columbia.
- Savard, J.P.L., Bédard, J. et Nadeau, A. (1995) Spring and early summer distribution of scoters and eiders in the St. Lawrence River estuary. Dans Communication

- présentée à /au Pacific Seabird Group Symposium p. 60-65) Victoria, British Columbia : Canadian Wildlife Service.
- Schramm, H.L.J., Collopy, M.W. et Okrah, E.A. (1987). Potential problems of bird predation for fish culture in Florida. *The Progressive Fish Culturist* 49, 44-49.
- Sedinger, J.S. et Raveling, D.G. (1988). Foraging behavior of cackling Canada goose goslings: implications for the roles of food availability and processing rate. *Oecologia*, 75(1), 119-124.
- Seitz, R.D., Lipcius, R.N., Hines, A.H. et Eggleston, D.B. (2001). Density-dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalve prey. *Ecology*, 82(9), 2435-2451.
- Sibly, R.M. (1981). Strategies of digestion and defecation. Dans Townsend, C. R. et P. Calow (dir.), *Physiological Ecology* (p. 109-139). Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc.
- Sih, A. et Christensen, B. (2001). Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, 61, 379-390.
- Smaal, A.C. et Vonck, A.P.M.A. (1997). Seasonal variation in C, N and P budgets and tissue composition of the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Ecology - Progress Series*, 153, 167-179.
- Smith, L.D. et Jennings, J.A. (2000). Induced defensive responses by the bivalve *Mytilus edulis* to predators with different attack modes. *Marine Biology*, 136(3), 461-469.
- SODIM. (2005). *Guide de démarrage d'une entreprise maricole*. Gaspé, Québec : Comité sectoriel de main-d'oeuvre des pêches maritimes, Société de développement de l'industrie maricole.
- Spencer, B.E. (2002). *Molluscan shellfish farming*. Oxford : Blackwell Publishing.
- Starck, J.M. (2003). Shaping up: how vertebrates adjust their digestive system to changing environmental conditions. *Animal Biology*, 53(3), 245-257.
Récupéré de a9h
- Steffani, C.N. et Branch, G.M. (2003). Growth rate, condition, and shell shape of *Mytilus galloprovincialis*: responses to wave exposure. *Marine Ecology - Progress Series*, 246, 197-209.
- Stephens, D.W., Brown, J.S. et Ydenberg, R.C. (2007). *Foraging : behavior and ecology*. Chicago : The University of Chicago Press.
- Stephens, D.W. et Krebs, J.R. (1986). *Foraging theory*. Princeton : Princeton University Press.
- Sternthal, D.E. (1974). Olfactory and visual cues in the feeding behavior of the leopard frog (*Rana pipiens*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 34(3), 239-246.
- Stickley, A.R., Warrick, G.L. et Glahn, J.F. (1992). Impact of double-crested cormorant depredations on channel catfish farms. *Journal of the World Aquaculture Society*, 23(3), 192-198.
- Stillman, R.A., McGrorty, S., Goss-Custard, J.D. et West, A.D. (2000). Predicting mussel population density and age structure: the relationship between model

- complexity and predictive power. *Marine Ecology - Progress Series*, 208, 131-145.
- Stillman, R.A., West, A.D., Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G., McGrorty, S., Durell, S., Yates, M.G., Atkinson, P.W., Clark, N.A., Bell, M.C., Dare, P.J. et Mander, M. (2003). An individual behaviour-based model can predict shorebird mortality using routinely collected shellfishery data. *Journal of Applied Ecology*, 40(6), 1090-1101.
- Sutherland, W.J. et Anderson, C.W. (1993). Predicting the distribution of individuals and the consequences of habitat loss: the role of prey depletion. *Journal of Theoretical Biology*, 160(2), 223-230.
- Swennen, C. (1976). Populatie-structuur en voedsel van de eidereend *Somateria mollissima* in Nederland-se Waddenzee. *Ardea*, 64, 311-371.
- Systad, G.H., Bustnes, J.O. et Erikstad, K.E. (2000). Behavioral responses to decreasing day length in wintering sea ducks. *The Auk*, 117(1), 33-40.
- Taylor, J.D. et Dorr, B.S. (2003). Double-crested cormorant impacts to commercial and natural resources. *USDA National Wildlife Research Center-Staff Publications*, 278.
- Thompson, R.J. (1984). The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non-estuarine environment. *Marine Biology*, 79, 277-288.
- Tracey, J. et Mary, B. (2007). *Managing bird damage to fruit and other horticultural crops*. : Bureau of of Rural Sciences.
- Van Der Graaf, A.J., Coehoorn, P. et Stahl, J. (2006). Sward height and bite size affect the functional response of barnacle geese *Branta leucopsis*. *Journal of Ornithology*, 147(3), 479-484.
- Van Gils, J.A., Battley, P.F., Piersma, T. et Drent, R. (2005a). Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 272, 2609-2618.
- Van Gils, J.A., De Rooij, S.R., Van Belle, J., Van der Meer, J., Dekinga, A., Piersma, T. et Drent, R. (2005b). Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology*, 74, 105-119.
- Van Gils, J.A. et Piersma, T. (2004). Digestively constrained predators evade the cost of interference competition. *Journal of Animal Ecology*, 73, 386-398.
- Van Gils, J.A., Piersma, T., Dekinga, A. et Dietz, M.W. (2003). Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *Journal of Experimental Biology*, 206(19), 3369-3380.
- Varennnes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J.C. et Guillemette, M. (2013). Sea duck predation in mussel farms: the best nets for excluding common eiders safely and efficiently. *Aquaculture Environment Interactions*, 4, 31-39.

- Varennnes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J.C. et Guillemette, M. (2015a). Functional response curves of avian molluscivores: high intake rates are maintained even at low prey density. *Marine Ecology - Progress Series*, 526, 207-212.
- Varennnes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J.C. et Guillemette, M. (2015b). A large molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*) is able to discriminate quality of blue mussels (*Mytilus edulis*) based on size and provenance. *Canadian Journal of Zoology*, 93(8), 655-663.
- Varpe, Ø. (2010). Stealing bivalves from common eiders: kleptoparasitism by glaucous gulls in spring. *Polar Biology*, 33, 359-365.
- Verlinden, C. et Wiley, R.H. (1989). The constraints of digestive rate - An alternative model of diet selection. *Evolutionary Ecology*, 3(3), 264-273.
- Vermeer, K. et Bourne, N. (1982). *The white-winged scoter diet in British Columbia waters: resource partitioning with other scoters. The Pacific Seabird Group Symposium*, Actes du colloque, 1982, Seattle, Washington : Canadian Wildlife Service.
- Vermeer, K. et Bourne, N. (1984). *The white-winged scoter diet in British Columbia waters: resource partitioning with other scoters. The Pacific Seabird Group Symposium*, Actes du colloque, 1984, Seattle, Washington : Canadian Wildlife Service.
- Vézina, F., Dekinga, A. et Piersma, T. (2010). Phenotypic compromise in the face of conflicting ecological demands: an example in red knots *Calidris canutus*. *Journal of Avian Biology*, 41, 88-93.
- Viaia, A., Guillemette, M. et Savard, J.-P.L. (2015). Body and organ mass dynamics during remigial moult in a wing-foot-propelled diving sea duck: the Common Eider (Atlantic) (*Somateria mollissima dresseri*). *Canadian Journal of Zoology*, 93, 755-764. <http://dx.doi.org/doi:10.1139/cjz-2015-0062>
- Weatherhead, P.J., Tinker, S. et Hamilton, G. (1982). Indirect assessment of avian damage to agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 19(3), 773-782.
- Weiner, J. (1992). Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: Ecological implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(11), 384-388.
- Werner, S.J., DeLiberto, S.T., Pettit, S.E. et Mangan, A.M. (2014). Synergistic effect of an ultraviolet feeding cue for an avian repellent and protection of agricultural crops. *Applied Animal Behaviour Science*, 159(0), 107-113.
- West, A.D., Goss-Custard, J.D., Durell, S. et Stillman, R.A. (2005). Maintaining estuary quality for shorebirds: towards simple guidelines. *Biological Conservation*, 123(2), 211-224.
- Westoby, M. (1974). An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist*, 108(961), 290-304.
- Whelan, C.J. et Brown, J.S. (2005). Optimal foraging and gut constraints: reconciling two schools of thought. *Oikos*, 110(3), 481-496.

- Worthington, A.H. (1989). Adaptations for avian frugivory: assimilation efficiency and gut transit time of *Manacus vitellinus* and *Pipra mentalis*. *Oecologia*, 80(3), 381-389.
- Ydenberg, R.C., Welham, C.V.J., Schmidhempel, R., Schmidhempel, P. et Beauchamp, G. (1994). Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behavioral Ecology*, 5(1), 28-34.
- Yearsley, J., Tolkamp, B.J. et Illius, A.W. (2001). Theoretical developments in the study and prediction of food intake. *Proceedings of the Nutrition Society*, 60(1), 145-156.
- Young, G.A. (1985). Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors. *Marine Ecology - Progress Series*, 24, 261-271.
- Zandee, D.I., Kluytmans, J.H., Zurburg, W. et Pieters, H. (1980). Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. *Netherlands Journal of Sea Research*, 14(1), 1-29.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. et Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. : Springer.
- Zwarts, L., Blomert, A.M. et Wanink, J.H. (1992). Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology - Progress Series*, 83(2-3), 129-139.
- Zwarts, L. et Dirksen, S. (1990). Digestive bottleneck limits the increase in food-intake of whimbrels preparing for spring migration from the Banc-Darguin, Mauritania. *Ardea*, 78(1-2), 257-278.
- Zwarts, L., Ens, B.J., Goss-Custard, J.D., Hulscher, J.B. et Durell, S. (1996a). Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea*, 84A, 229-268.
- Zwarts, L., Ens, B.J., GossCustard, J.D., Hulscher, J.B. et Kersten, M. (1996b). Why oystercatchers *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea*, 84A, 269-290.
- Žydelis, R., Bellebaum, J., Osterblom, H., Vetemaa, M., Schirmeister, B., Stipniece, A., Dagys, M., Van Eerden, M.R. et Garthe, S. (2009a). Bycatch in gillnet fisheries: an overlooked threat to waterbird populations. *Biological Conservation*, 142, 1269-1281.
- Žydelis, R., Esler, D., Kirk, M. et Boyd, W.S. (2009b). Effects of off-bottom shellfish aquaculture on winter habitat use by molluscivorous sea ducks. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 19(1), 34-42.
- Zynel, C.A. et Wunder, B.A. (2002). Limits to food intake by the prairie vole: effects of time for digestion. *Functional Ecology*, 16(1), 58-66.